E. BAUR

VERERBUNGSLEHRE

5. und 6. AUFLAGE

GEBRÜDER BORNTRÄGER BERLIN

θ_H 10 181

geliefert von:
Carl August Reith
Buchhandlung
Oberammergau
novbr. 9.
1949

Digitized by the Internet Archive
in 2024

https://archive.org/details/einfuhrungindiee0000prof

Einführung

in die

experimentelle Vererbungslehre

von

Prof. Dr. phil. et med. Erwin Baur

Fünfte und sechste neubearbeitete Auflage

Mit 160 Textfiguren und 8 farbigen Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1922

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright 1922 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Vorwort zur 1. Auflage

„Wer aber Vorlesungen hält, hat nicht nur das Recht, sondern auch die Pflicht, seine eigenste Auffassung des Gegenstandes in den Vordergrund zu stellen; die Hörer wollen und sollen wissen, wie sich das Gesamtbild der Wissenschaft im Kopf des Vortragenden gestaltet, es bleibt dabei Nebensache, ob Andere ebenso oder anders denken."

(Julius von Sachs in der Vorrede zu seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.)

Das Buch will sein, was der Name besagt, eine **Einführung** in die so erstaunlich rasch fortschreitende Vererbungslehre. Bei dem großen Interesse, das weitere Kreise in letzter Zeit auch bei uns in Deutschland dieser Frage zuwenden, scheint mir ein Buch zeitgemäß, das für jeden einigermaßen naturwissenschaftlich vorgebildeten Leser verständlich ist.

Es ist hervorgegangen aus Vorlesungen, die ich seit 1905 fast alljährlich an der Universität Berlin gehalten habe. Schon deswegen ist auch die äußere Form der „Vorlesungen" beibehalten worden. Dabei hat freilich auch der Gedanke mitgesprochen, der am klarsten wohl in den oben als „Motto" abgedruckten Worten von SACHS ausgedrückt ist.

Wer schon auf diesem Gebiete Bescheid weiß, wird sehen, daß ich in allen wesentlichen Fragen auf dem gleichen Standpunkt stehe wie JOHANNSEN. Gerade über Fragen der Vererbung und Artbildung ist sehr viel strittig, manches ist mehr oder weniger noch Ansichtssache. Meine eigene Meinung habe ich zwar dem Motto entsprechend überall unbedenklich „in den Vordergrund gestellt", aber ich habe mich bemüht, unentschiedene Streitfragen auch als solche zu kennzeichnen.

Die Bilder — mit denen die Verlagsbuchhandlung erfreulicherweise nicht gespart hat — sind zum größten Teile Originale. Teils sind es eigene Photographien, teils Zeichnungen und Aquarelle der Herren EICHHORN-Pankow und besonders H. THALHEIM-Berlin. Die Vorlagen

zu den Bildern stammen, wo nichts anderes vermerkt ist, aus eigenen Versuchen. Eine Reihe von andern Objekten aus Versuchen mit Hafer hat mir mein Freund H. NILSSON-EHLE (Svalöf) geschenkt, mit dem ich über manche in Vorlesung VII und XI behandelte Fragen sehr viel diskutiert habe. Nach Pflanzen von NILSSON-EHLE sind die Fig. 21—26 angefertigt. Die Objekte zu den Xenienbildern (Fig. 79—80) verdanke ich Herrn Prof. C. CORRENS (Münster), die Bilder von den Fasanenbastarden (Fig. 63—66) meinem Kollegen Prof. H. POLL (Berlin). Die Figuren auf Tafel IX sind nach Originalaquarellen von J. BUDER (Leipzig) ausgeführt, die er mir in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt hat. Sehr zu Dank verpflichtet bin ich ferner auch Herrn Dr. A. L. HAGEDOORN (Verrières), der mir sein anderweitig noch nicht veröffentlichtes Material über Faktorenabstoßung bei Hühnern (Vorl. IX) mitgeteilt hat; nach seinen Skizzen ist die Fig. 31 gezeichnet.

Die Schulbeispiele für die Ableitung der Spaltungsgesetze habe ich absichtlich fast alle aus Versuchen mit einem und demselben Objekt — meiner Hauptversuchspflanze *Antirrhinum majus* — entnommen. Das scheint mir nach meinen Vorlesungserfahrungen das Verständnis zu erleichtern. Der größte Teil dieser eigenen Versuche ist anderweitig noch nicht publiziert.

Die Literaturliste soll — trotz der 426 Nummern — keineswegs eine umfassende Bibliographie der Vererbungslehre sein, sondern ich habe eine beschränkte Zahl von Abhandlungen so ausgesucht, daß damit wohl jeder, der sich für eine Spezialfrage interessiert, zunächst die neuere und dadurch dann auch die hier nicht einzeln zitierte ältere Literatur darüber finden kann.

Berlin-Friedrichshagen, März 1911

ERWIN BAUR

Vorwort zur 2. Auflage

Der rasche Absatz der ersten 2000 Exemplare darf wohl als ein Anzeichen dafür gedeutet werden, daß eine kurz gefaßte Einführung in die experimentelle Vererbungslehre einem Bedürfnis weiterer Kreise entspricht. Trotz einer fast völligen Neubearbeitung des ganzen Buches habe ich mich deshalb bemüht, den Charakter der ersten Auflage zu erhalten. Auch in dieser zweiten etwas erweiterten Auflage soll das Buch kein Handbuch sein, sondern eine „Einführung", es ist ferner wiederum das Schwergewicht auf die Darstellung der experimentell gefundenen Tatsachen und Gesetze gelegt. Cytologische Fragen sind nur gestreift, soweit es unbedingt nötig schien. Theoretische Betrachtungen habe ich nach Möglichkeit vermieden, das mag in den Augen mancher Kollegen ein Fehler sein, ich hoffe, in den Augen anderer ist es ein Vorzug.

Der schon sachkundige Leser wird finden, daß ich — vielleicht etwas mehr als das sonst üblich ist — unveröffentlichte eigene Beobachtungen mit benützt habe. Ich hoffe aber in absehbarer Zeit für manche Ansichten, die ich hier schon verfochten und nur kurz begründet habe, das Belegmaterial ausführlich veröffentlichen zu können — das gilt vor allem für meine sehr kritische Stellungnahme zu der Presence-Absence-Theorie und zu der Mutationsfrage.

Die Zahl der Abbildungen ist wesentlich vergrößert, zum großen Teil durch Originalbilder aus eigenen Versuchen.

Auch bei der Abfassung der zweiten Auflage bin ich von einer Reihe von Freunden und Kollegen unterstützt worden, durch Hinweise auf Fehler in der ersten Auflage und durch die Überlassung von Bildern und von sonstigem Material. Ich hoffe überall schon brieflich gedankt zu haben, wiederhole aber auch hier meinen Dank und verbinde damit die Bitte um weitere Unterstützung in gleicher Weise.

Berlin-Friedrichshagen, 15. Juli 1914

ERWIN BAUR

Vorwort zur 3. und 4. Auflage

Die zweite Auflage ist seit mehr als einem Jahr vergriffen, Schwierigkeiten der Papierbeschaffung haben das Erscheinen der Neuauflage verzögert. Das hat wenigstens das eine Gute, daß so noch die neueste Literatur auch des feindlichen Auslandes, die im Kriege sehr schwer erhältlich war, mitbenutzt werden konnte.

Geändert sind überall Einzelheiten, z. T. ist auch die Zusammenfassung des Stoffes zu Einzelvorlesungen etwas anders als früher. Besonders schien es mir nötig, die Wirkung des Variierens auf eine gegebene Population und die Frage der Auslesewirkung im Zusammenhang zu besprechen (Vorlesung XV).

Wesentlich geändert ist auch die Art der Literaturhinweise. Bei der ins Uferlose gestiegenen Erzeugung von Einzelarbeiten auf dem ganzen Gebiete, das diese Vorlesungen umfassen, hätte eine Weiterführung der Literaturliste so wie in den früheren Auflagen fast so viel Raum wie das ganze übrige Buch benötigt. Es blieb unter diesen Umständen nur übrig, jeweils nur einige neuere Arbeiten zu nennen, von denen aus der Anfänger dann die weitere Literatur sich zusammensuchen kann.

Auch diesmal wiederhole ich die Bitte, mir Fehler und Mängel mitzuteilen.

Potsdam, September 1919

ERWIN BAUR

Vorwort zur 5. und 6. Auflage

Das Buch war leider wiederum einige Zeit im Buchhandel vergriffen. Die Bearbeitung der Neuauflage fiel z. T. in die mit experimenteller Arbeit erfüllten Sommermonate und zog sich so in die Länge. Geändert und ergänzt ist überall, die Vorlesungen über Geschlechtsvererbung und über den weitern Ausbau der Koppelungsfragen (Chromosomentopographie u. a.) sind ganz neu bearbeitet und stark erweitert. Um das Buch nicht allzusehr anschwellen zu lassen, mußte dafür an andern Stellen gekürzt werden.

Ich wiederhole auch für die neue Auflage die Bitte, mich auf Fehler und Mängel aufmerksam zu machen.

Dahmsdorf, 1. September 1922

ERWIN BAUR

Inhaltsverzeichnis

Seite

Vorlesung I.

Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven 1

Vorlesung II.

Sonderfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende" Sippen. — Die kritische Periode 22

Vorlesung III.

Die Erblichkeit der Modifikationen I 35

Vorlesung IV.

Die Erblichkeit der Modifikationen II 49

Vorlesung V.

Die Mendelschen Spaltungsgesetze. — Beispiele von Kreuzung zweier Rassen, die sich in einem Merkmal unterscheiden. — Die Sachlage bei mehreren Unterschieden 65

Vorlesung VI.

Verwickelungen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). — Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Rassenunterschiedes von mehreren „Grundunterschieden". — Bastardatavismus 91

Vorlesung VII.

Theoretisches. — Beispiele von Bastardanalysen: *Antirrhinum majus.* — Kaninchen. — Hühner 108

Vorlesung VIII.

Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft. — Anderweitige Störungen der einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse 129

Vorlesung IX.

Faktorenkoppelung. — Zytologisches 160

Vorlesung X.

Vererbung des Geschlechts I. — Verschiedene Arten der Geschlechtstrennung. — Beispiele von Sexualsymbiose. — Theorie der mendelnden Vererbung des Geschlechtsunterschiedes bei den zweigeschlechtlichen Organismen. — „Faktorenkoppelung" in der Geschlechtsvererbung 188

Seite

Vorlesung XI.
Vererbung des Geschlechts II. — Die Intersexualität. — Bestimmung und Beeinflussung des Geschlechtes 223

Vorlesung XII.
Die Grenzen der Gültigkeit der Mendelschen Spaltungsgesetze. — Fälle nicht mendelnder Vererbung bei Rassenkreuzungen 237

Vorlesung XIII.
Speziesbastarde. — Pseudogamie 247

Vorlesung XIV.
Pfropfbastarde. — Xenien 288

Vorlesung XV.
Die Mutationen 308

Vorlesung XVI.
Die Wirkung der verschiedenen Kategorien der Variation auf die Beschaffenheit einer gegebenen „Population". — Die Wirkung von Auslesevorgängen 338

Vorlesung XVII.
Sinn der Sexualität. — Wirkung der Inzucht 351

Vorlesung XVIII.
Die Evolutions- und Artbildungstheorien im Lichte der experimentellen Forschung 361

Vorlesung XIX.
Die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Medizin, Anthropologie und Rassenhygiene 377

Vorlesung XX.
Bedeutung der Vererbungslehre für die Pflanzen- und Tierzüchtung . . 392

Druckfehlerberichtigung

Seite 62 Zeile 70 von oben muß es heißen „diesen induzierten Modifikationen" statt „diesen Modifikationen".
„ 72 „ 6 von oben muß es heißen „Tafel I" statt „Tafel II".
„ 114 „ 6 „ „ „ „ „ „bis $\mathfrak{A}_4\mathfrak{A}_4$LL" „statt $\mathfrak{A}\mathfrak{A}$LL".
„ 115 „ 6 „ unten „ „ „ „Tafel IV" statt „Tafel III".
„ 119 Fußnote muß es heißen „Tafel IV" statt „Tafel III".
„ 120 letzte beide Absätze muß überall „Tafel V" statt „IV" stehen.
„ 176 Zeile 14 von unten muß es heißen „ee-Sippe" statt „C-Sippe".
„ 221 „ 7 „ „ „ „ „ „entspricht" statt „entspringt".
„ 264 „ 19 „ „ „ „ „ „Atkinson" statt „Atlinson".

Vorlesung I

Einleitung. — Was ist vererbbares Merkmal? — Die Modifizierbarkeit. — Modifikationskurven.

Die Frage nach dem Ursprung der Arten hat jahrzehntelang im Brennpunkt des Interesses bei Zoologen und Botanikern gestanden, aber trotzdem ist lange Zeit ganz merkwürdig wenig darüber experimentiert worden, und die Resultate der wenigen Forscher, die eine Ausnahme machten, wurden nicht beachtet. Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Tier- und Pflanzengeographie haben zunächst fast ausschließlich das Tatsachenmaterial geliefert.

Von den vielen Einzelfragen der Abstammungslehre hat eben besonders die eine nach dem gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnis der heute lebenden und der ausgestorbenen Tier- und Pflanzenarten, nach der Phylogenie der heute lebenden Organismen das meiste Interesse erweckt, und die Frage nach den Ursachen und nach der Art und Weise der Entstehung und Umbildung der Arten, die eigentlich vorher beantwortet sein müßte, ist darüber vernachlässigt worden.

Für unsere Erkenntnis war das nicht gerade förderlich.

Seit dem Jahre 1900 ist hierin eine Änderung zu spüren, erst vereinzelt und dann in immer größerem Umfange sind Fragen der Artbildung und Vererbung zur Aufgabe experimenteller Untersuchungen gemacht worden.

Die Anregung kam von zwei Seiten, einmal durch die wichtigen Versuche und Beobachtungen von Hugo de Vries über die Entstehung neuer Arten in der Gattung *Oenothera* und dann aber vor allem durch die Wiederentdeckung der Mendelschen Spaltungsgesetze der Bastarde.

Schon in den sechziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts hatte der Augustinermönch Gregor Mendel eigentümliche, zahlenmäßig ausdrückbare Gesetzmäßigkeiten entdeckt, die gelten, wenn man verschiedene Rassen von Pflanzen miteinander kreuzt, er hat auch die völlig richtige Deutung dieser Gesetzmäßigkeiten gefunden und hat darüber eine ausführliche Abhandlung veröffentlicht. Diese Entdeckung ist aber ganz

unbeachtet geblieben, und erst im Jahre 1900 haben drei Botaniker, Hugo de Vries, C. Correns, E. Tschermak, unabhängig voneinander diese „Spaltungsgesetze der Bastarde" wieder aufgefunden und veröffentlicht. Gerade die weitere Durcharbeitung der Mendelschen Gesetze hat sich als ungemein fruchtbar erwiesen, und es scheint heute so, als solle der Cambridger Zoologe R. C. Punnett recht behalten, wenn er sagt: „The position of the biologist of to-day is much the same as that of the chemist a century ago, when Dalton enunciated the law of constant proportions. In either case the keynote has been Discontinuity — discontinuity of the atom, and the discontinuity of the variations in living forms. With a clear perception of this principle, and after a long and laborious period of analysis, the imposing superstructure of modern chemistry has been raised upon the foundation of the atom; not otherwise may it be in biology; though here perforce the analytical process must be lengthier, both from the more complex nature of the material, and from the greater time involved in experiments on living forms."

Wenn wir uns in dieses große, neu erschlossene Gebiet der exakten Naturwissenschaften einarbeiten wollen, müssen wir uns vor allem zunächst klar werden über einige Grundbegriffe.

Mit Vererbung im biologischen Sinne des Wortes bezeichnen wir gemeinhin die Tatsache, daß die Nachkommen eines Elters — oder bei geschlechtlicher Fortpflanzung eines Elternpaares — dem, bezw. den Eltern gleichen.

Nachkommenschaft kann entstehen:

bei einzelligen Organismen

1. durch Zweiteilung eines Individuums oder auch durch Abschnürung kleiner kernhaltiger Teilstücke,

2. durch Vereinigung zweier Individuen zu einem einzigen, das sich dann weiterhin teilt;

bei vielzelligen Organismen

3. durch Lostrennung und selbständige Weiterentwicklung einer einzelnen Zelle oder bei Organismen mit vielkernigen Zellen sogar eines Teiles einer Zelle (Schwärmsporen bei den Algen, Conidien der Pilze u. ä.).

4. durch Lostrennung und selbständige Weiterentwicklung von ganzen Zellgruppen und Organen. — Kartoffelknollen, Sprossung von Polypen, Vermehrung durch Stecklinge usw.

5. durch Lostrennung zweier Zellen (Gameten bezw. Eizelle und Spermatozoid) von einem Individuum und weiterhin Vereinigung je zweier Zellen zu einer Zelle, aus der dann ein neues Individuum hervorgeht.

Die Fälle 1, 3 und 4 bezeichnet man als ungeschlechtliche (vegetative), die Fälle 2 und 5 als geschlechtliche (sexuelle) Fortpflanzung[1]).

Je nach der Art der Fortpflanzung ist auch die Vererbungsweise verschieden.

Worauf beruht nun in letzter Linie jede Vererbung? Wir müssen, um die Frage zu beantworten, etwas ausholen. Bei sehr vielen Organismen kann man jede beliebige einzelne Körperzelle oder doch irgend eine beliebige Gruppe von Zellen aus ihrem bisherigen Gewebeverband lostrennen, sie fängt dann selbständig zu wachsen an und läßt so ein neues Individuum aus sich hervorgehen. Bei vielen anderen Organismen sind nur wenige Kategorien von Körperzellen in dieser Weise „allseitig regenerationsfähig", und bei wieder anderen Organismen, so besonders bei allen höheren Tieren, sind im allgemeinen nur ganz bestimmte Zellen — die Geschlechtszellen — zur Erzeugung neuer Individuen befähigt.

Bei den zuerst genannten Organismen muß also in jeder von diesen allseitig regenerationsfähigen Körperzellen, bei den Organismen der letzten Gruppe wenigstens in jeder Geschlechtszelle alles drin stecken, was für die betreffende Species charakteristisch ist. Im feineren Bau der Eizellen eines Orang Utang und eines Menschen muß also z. B. in irgend einer Weise der ganze Unterschied zwischen einem Orang Utang und einem Menschen begründet sein. Wir dürfen uns das freilich nicht etwa in der naiven Weise der alten Präformationstheorie so vorstellen, als ob in der Eizelle alle am fertigen Organismus auftretenden Unterschiede schon vorhanden wären! Jeder fertige Organismus ist erst das Endergebnis einer langen individuellen Entwicklung, winzige Unterschiede im Anfangsstadium können tiefgehende Unterschiede auf den späteren Stufen der Entwicklung bedingen. Es ist z. B. ohne weiteres vorstellbar, daß ganz winzige Unterschiede im Gefüge zweier äußerlich überhaupt nicht unterscheidbarer Eizellen — z. B. kleine chemische Verschiedenheiten, Fehlen bestimmter Enzyme oder dergl. in der einen davon — bedingen, daß aus der einen ein Europäer, aus der andern ein Hottentotte wird. Es ist auch gar nicht gesagt, daß zwischen der Größe und Zahl der Unterschiede zweier Keimzellen und der Größe und Zahl der Unterschiede der fertigen Organismen eine bestimmte Beziehung besteht.

Wir wollen nun weiterhin, ohne damit zunächst irgendwelche cytologische Vorstellung zu verbinden, den Teil einer Zelle, in dem

[1]) Sonderfälle von 1 und 3 haben wir darin zu sehen, daß oft Zellen, die ihrer ganzen Entwicklungsgeschichte nach als Sexualzellen aufzufassen sind, sich ohne Verschmelzung mit einer andern Sexualzelle weiter entwickeln. Wir werden von diesen als Parthenogenesis, Apogamie usw. bezeichneten Vorgängen später noch näheres hören.

in uns vorläufig noch unbekannter Weise ihre Arteigenheit begründet ist, mit einem von NAEGELI eingeführten Ausdruck als **Idioplasma** bezeichnen: Es beruhen somit alle erblichen Unterschiede zwischen zwei fertigen Organismen entwicklungsmechanisch in letzter Linie auf irgendwelchen Unterschieden im Bau oder Chemismus des Idioplasmas. Diese Idioplasmaunterschiede sind also das Primäre, die äußerlich, an den ausgewachsenen Organismen erkennbaren Rassen-, Art- usw. -Unterschiede sind etwas ganz Sekundäres. Irgend **ein** kleiner Unterschied zwischen den Idioplasmen zweier Rassen ist vielleicht die entwicklungsmechanische Ursache einer ganzen Reihe von Unterschieden in den verschiedensten Organen des fertigen Organismus.

Vererbung von einem Elter bezw. einem Elternpaar auf die Nachkommen beruht darauf, daß die Nachkommen ganz oder teilweise das gleiche Idioplasma haben wie die Eltern. Hierin liegt, um so endlich die vorhin gestellte Frage zu beantworten, das Wesen der Vererbung.

Zu dem gleichen Schlusse kommen wir auch von einer ganz anderen Seite her. Wir wollen einmal diese Frage an der Hand eines Versuches besprechen:

Wenn wir sehen, daß Samen von gelben Tulpen wieder gelbe Tulpen, Samen von weißen Tulpen wieder weiße Tulpen geben, so sagen wir, die betreffende Blütenfarbe sei vererbt worden, sei eine samenbeständige vererbbare Eigenschaft. Und durch diese Eigenschaft „weiße Blütenfarbe“ bezw. „gelbe Blütenfarbe“ seien die beiden Tulpenarten verschieden. Ganz in der gleichen Weise reden wir von den verschiedensten mit den Sinnen wahrnehmbaren äußeren Eigenschaften der Pflanzen und Tiere als von ihren vererbbaren, für das Wesen der betreffenden Arten charakteristischen Eigenschaften.

In der wissenschaftlichen Vererbungslehre können wir aber mit dieser Fassung nicht auskommen, wir werden uns hier viel präziser ausdrücken müssen. Es sind besonders die Arbeiten von JOHANNSEN und KLEBS, die auf diesem Gebiete viel klargelegt haben. Betrachten wir gleich ein konkretes Beispiel:

Sie kennen alle den gewöhnlichen Löwenzahn, *Taraxacum dens leonis*. Wenn Sie eine solche hier im Tiefland wild gewachsene Löwenzahnpflanze in zwei Stücke schneiden und die eine Hälfte weiterhin in Berlin, die andere irgendwo hoch in den Alpen auspflanzen, so werden nach ein paar Monaten die beiden Hälften sehr verschieden aussehen, so verschieden, daß Sie die beiden Individuen wohl kaum für die gleiche Spezies halten würden, wenn Ihnen nicht ihre Geschichte bekannt wäre. Die Alpenpflanze wird zunächst nur etwa $^1/_{10}$ so groß sein als die aus der Tiefebene, aber auch die Form und der anatomische Bau der Blätter,

die Art der Behaarung, die Blütenfarbe usw. werden ganz wesentlich verschieden sein.

Der Pariser Botaniker GASTON BONNIER hat entsprechende Versuche in großer Zahl mit verschiedenen Pflanzen ausgeführt. Seinen Arbeiten ist auch die nachstehende Abbildung entnommen (Fig. 1).

Fig. 1. Modifikationen von *Taraxacum dens leonis* (nach BONNIER).
Teile der gleichen Pflanze, der eine Teil in der Ebene, der andere im Gebirge gewachsen.

Wenn wir nun eine solche im Gebirge völlig veränderte Pflanze wieder ausgraben und in die Ebene zurückbringen, so nehmen die hier neu zuwachsenden Teile alle ganz die alte uns vertraute Form wieder an.

Wenn Sie umgekehrt einmal versuchen, Pflanzen aus den Alpen, z. B. einen Edelweißstock *Gnaphalium leontopodium* im Tieflande in fetter Gartenerde zu kultivieren, so werden Sie finden, daß die Pflanzen zwar ganz gut gedeihen, aber ein völlig verändertes Aussehen annehmen. Alle sonst durch den dichten Haarfilz weißen Teile werden grün, die Behaarung verschwindet größtenteils, die Blätter werden breiter, die Form der Blütenstände verändert sich usw. Sie können die Versuche auch insofern ändern, als Sie nicht eine Pflanze teilen und die Hälften unter verschiedenen Bedingungen kultivieren, sondern daß Sie von einheitlichen Samen, z. B. vom Löwenzahn einen Teil in der Ebene und einen Teil im Gebirge aussäen. Auch dann werden Sie zweierlei äußerlich völlig verschiedene Individuen erhalten, aber wenn Sie weiterhin Samen der Gebirgsindividuen in der Ebene aussäen, so werden die so erwachsenen Pflanzen in nichts von denen verschieden sein, deren Eltern in der Ebene gelebt haben.

Eine sehr auffällige Modifikation läßt sich mit manchen zweijährigen Kräutern, z. B. der gewöhnlichen Nachtkerze *Oenothera biennis* erzielen, wenn man die Pflanzen dauernd in einem feuchten und sehr warmen Gewächshaus hält. Sie blühen dann nicht, sondern wachsen zu einem dick- und hochstämmigen Gebilde aus, Fig. 2, während sonst nur eine ganz kurze gestauchte Achse mit dichter, auf dem Boden liegender Blattrosette gebildet wird.

Je nach der Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Arten dauert es sehr verschieden lange Zeit, bis eine solche Modifikation völlig ausgebildet ist. Den neuen Außeneinflüssen entsprechend modifiziert ist ja immer nur der Neuzuwachs.

So dauert es nach den Bonnierschen Versuchen etwa 10 Jahre, bis Stöcke von *Potentilla Tormentilla*, die aus dem Tieflande in 1900 m Höhe verpflanzt worden waren, völlig das Aussehen der in dieser Höhenlage einheimischen Stöcke von *Potentilla Tormentilla* angenommen hatten.

Eine entsprechend lange Zeit vergeht auch, bis solche „alpin“ modifizierten Stöcke (immer ein und dasselbe „Individuum“, d. h. vegetative Abkömmlinge des gleichen Rhizoms), die man in die Ebene bringt, wieder ganz den Charakter der Tieflandpflanzen annehmen. Ganz allgemein drückt Bonnier das in folgenden Worten aus: „Toutes les modifications obtenues par le changement de climat dans un temps donné se détruissent dans le même temps si on opère le changement de climat inverse.“

Ähnliche Versuche hat Klebs in großem Maßstabe ausgeführt. Er brachte seine Versuchspflanzen ebenfalls unter veränderte Außenbedingungen, kultivierte bei uns einheimische Pflanzen im feuchten Warmhaus, oder in Gewächshäuschen aus blauem oder rotem Glase und

zeigte so, wie ungemein groß die Abhängigkeit der äußeren Eigenschaften von allerhand Außeneinflüssen ist.

Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht ein Versuch, der sich mit einer Ihnen allen bekannten viel kultivierten Zierpflanze, der chinesischen Primel *Primula sinensis*, ausführen läßt.

Fig. 2. Im Warmhaus erzogene „hochstämmige" Pflanze von *Oenothera biennis* (nach GATES).

Es gibt rote, blaßrote und weiße Rassen, die völlig „konstant" sind. Die Blütenfarbe hängt aber auch hier in hohem Grade von leicht zu verändernden Außenfaktoren, z. B. von der Temperatur ab. Wenn wir von einer „normaler" Weise rotblühenden reinen konstanten Rasse (*Primula sinensis rubra)* eine Anzahl Keimpflanzen groß ziehen und dann von den etwas herangewachsenen Pflanzen, einige Wochen bevor sie blühen, einen Teil in ein feuchtes, warmes Gewächshaus bringen

und sie weiterhin bei einer Temperatur von 30°—35° und etwas schattig, was sie sehr gut ertragen, aufwachsen lassen, einen anderen Teil dagegen bei einer Temperatur von 15°—20°, dann werden wir finden, daß die Warmhauspflanzen nur rein weiß blühen, wie es sonst Primeln einer weißen Rasse tun, während die bei 15°—20° gezogenen Individuen normal rote Blüten haben. Bringen wir jetzt einen solchen weißblütig gewordenen Primelstock[1]) wieder in ein kühles Gewächshaus, so bleiben zwar die vorhandenen weißen Blüten weiß, auch die in den nächsten Tagen sich öffnenden Blüten sind noch weiß, aber die sich späterhin entwickelnden Blüten sind dann wieder ganz normal rot. Wir sehen also, daß die Blütenfarbe in sehr hohem Grade von Außenfaktoren beeinflußt wird, und das gleiche gilt für jede beliebige andere äußere Eigenschaft.

Wir dürfen deshalb nicht sagen, daß die „rote Blütenfarbe" dieser roten Primula vererbt werde, denn die unter gewissen Kulturbedingungen gezogenen Kinder blühen ja weiß; was diese Primel vererbt, ist vielmehr eine ganz bestimmte typische **Art und Weise der Reaktion auf Temperatureinflüsse,** d. h. vererbt wird die Fähigkeit, bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden.

Es gibt nun auch eine weiße Rasse von *Primula sinensis* („*P. s. alba*"), die immer, auch bei 20° kultiviert, weiß blüht. Wir dürfen also, streng genommen, nicht sagen, wie wir es freilich immer tun, der Unterschied zwischen den beiden Rassen sei der, daß die eine rote, die andere weiße Blüten habe, sondern, wenn wir korrekt sein wollen, müssen wir sagen: *Primula sinensis rubra* reagiert auf Kultur bei 20° mit der Bildung von roten, auf Kultur bei 30° mit der Bildung von weißen Blüten, *Primula sinensis alba* reagiert dagegen auf Kultur bei 20° sowohl wie auch bei 30° mit weißen Blüten. Der konstante Unterschied zwischen diesen beiden Rassen ist **nicht ihre Farbe,** sondern ihre spezifische charakteristische **Art,** auf die Temperatur und auf andere Außeneinflüsse mit der Blütenfarbe **zu reagieren.** Das müssen wir immer im Auge halten, und genau die entsprechende Überlegung gilt auch für jeden beliebigen anderen Rassenunterschied bei Tieren sowohl wie bei Pflanzen.

Vererbt wird immer nur eine bestimmte **spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingung,** und was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedingungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat.

[1]) Pflanzen, welche aus Samen von solchen weißen Warmhausblüten gezogen werden, sind nicht verschieden von solchen aus roten Blüten. Vergl. hierüber Vorles. III.

Die „spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingungen“ hat nun aber ihre Grundlage in dem spezifischen Bau oder Chemismus des Idioplasmas. Wir kommen also auch auf diesem Wege zu dem Schluß, daß Vererbung darauf beruht, daß die Nachkommen das gleiche Idioplasma wie die Eltern haben.

Wir hatten eben gehört, daß eine Pflanze von *Primula sinensis rubra*, die bei 30° herangezogen worden ist, weiß blüht und äußerlich gar nicht von einer *Primula sinensis alba* unterschieden werden kann. Trotzdem ist aber dadurch die *Primula sinensis rubra* keineswegs zu *Primula sinensis alba* geworden.

Paraffinum durum und Paraffinum liquidum unterscheiden sich gemeinhin dadurch, daß das eine flüssig, das andere fest ist. Wenn wir aber Paraffinum durum erhitzen, so wird es flüssig und ist dann äußerlich nicht von ebenfalls erhitztem Paraffinum liquidum zu unterscheiden. Es entspräche einer ganz naiven Auffassungsweise, zu sagen, die beiden Paraffine seien dadurch unterschieden, daß das eine fest, das andere flüssig sei. Was die beiden Paraffine unterscheidet, ist vielmehr die Lage ihres Schmelzpunktes, d. h. „die charakteristische Art und Weise, wie sie auf die Außentemperatur mit der Änderung ihres Aggregatzustandes reagieren“. Genau ebenso naiv ist es, zu sagen, *Primula sinensis rubra* und *Primula sinensis alba* unterscheiden sich durch die Blütenfarbe, die Blütenfarbe als solche sei das vererbbare unterscheidende Merkmal.

Diese äußerlichen Veränderungen, die hervorgerufen werden durch allerhand Ernährungs- und Standortseinflüsse, wollen wir mit einem von NAEGELI eingeführten Fachausdruck als **„Modifikationen“** bezeichnen.

Alle diese Modifikationen sind rein temporär. Ebenso wie ein geschmolzenes Paraffinum durum, wenn man es auf niedrige Temperatur bringt, wieder zu festem „normalem“ Paraffinum durum wird, ebenso wird auch ein Primelstock, der im Warmhaus monatelang weiß geblüht hat, wieder rot blühen, wenn er in einen kühleren Kulturraum verbracht wird. So wenig durch Erwärmen des Paraffinum durum auf den Schmelzpunkt dieser Schmelzpunkt selbst verändert, etwa erniedrigt wird; ebenso wenig wird die charakteristische Art der *Primula sinensis rubra*, auf die Temperatur zu reagieren, durch die Kultur bei hohen Temperaturen verändert, mit anderen Worten, **die Modifikationen sind nicht erblich.** Das „Idioplasma“ wird durch die Modifizierung im allgemeinen nicht verändert.

Im Gegensatz zu diesem Modifiziertwerden, zu den Modifikationen, steht nun eine andere, seltener zu beobachtende Erscheinung. Es kann aus einer *Primula sinensis rubra* plötzlich auf vegetativem Wege, durch

Sprossung oder als Sämling, ein Individuum entstehen, das eine andere Art der Reaktion auf Temperatureinflüsse zeigt, das sich etwa genau so verhält, wie die *Primula sinensis alba*. Eine solche Veränderung in der Art des Reagierens ist natürlich etwas von dem einfachen Modifiziertwerden ganz prinzipiell Verschiedenes. Gerade so wie zwischen einer durch chemische Änderung bewirkten, wenn auch nur geringen Änderung des Schmelzpunktes unseres Paraffinum durum und einem einfachen Schmelzen ein prinzipieller Unterschied besteht.

Eine solche tiefgreifende Änderung, also eine Verschiebung der bisherigen konstanten typischen Art, auf Außeneinflüsse zu reagieren, ist das, was den in den letzten Jahren so viel genannten **„Mutationen"** zugrunde liegt. Die durch diese Mutation bewirkten äußerlich sichtbaren Unterschiede zwischen den „Mutanten" und der „Stammart" können dabei sehr verschieden groß sein. Die Größe des äußerlich erkennbaren Unterschiedes hat für die Entscheidung, ob in einem gegebenen Falle das Resultat einer „Mutation" oder einer „Modifikation" vorliegt, keine Bedeutung. Beruht die neu aufgetretene abweichende Eigenschaft auf einer, wenn auch noch so kleinen Änderung der Reaktionsweise, d. h. vulgo ist sie erblich, so haben wir eine „Mutation" vor uns, ist die Änderung nicht erblich, so liegt eine „Modifikation" vor. Eine „Mutation" beruht nach dieser Definition auf einer „Änderung des Idioplasmas". Näheres über die Mutationen und ihre Ursachen werden wir in einer späteren Vorlesung hören. Hier sei nur auf diesen prinzipiellen Unterschied zwischen Mutationen und Modifikationen hingewiesen.

Nicht ganz so augenfällig wie bei den Pflanzen ist bei den Tieren die Abhängigkeit der Eigenschaften eines Individuums von den Außeneinflüssen. Das hat verschiedene Ursachen. Zunächst sind wenigstens die höher organisierten Tiere sehr empfindlich gegen allzu starke Änderungen der Außenbedingung. Es ist nicht möglich, sie unter so stark verschiedenen Verhältnissen zu halten, wie dies bei vielen Pflanzen leicht angeht. Dann aber ist wieder vor allem bei den höheren Tieren in sehr weitem Umfang für eine Konstanz gerade der formativ besonders einflußreichen Außenbedingungen gesorgt. Man denke z. B. an die Tiere mit einer konstanten Körpertemperatur, an die ebenfalls automatischen Regulationen des Salzgehaltes und des osmotischen Druckes der die Gewebe umspülenden Körperflüssigkeit, an die Regulierung des Gehaltes der Körperflüssigkeit an Sauerstoff und an Kohlensäure usw. Ganz besonders gilt dies für die jugendlichen, noch in der frühesten Entwicklung begriffenen Tiere, die noch im Mutterleib eingeschlossenen Embryonen der Säugetiere, oder die in der Eischale

geschützten Embryonen der Vögel usw. Und nur wachsende, embryonale Teile sind modifizierbar. Das gilt ganz ebenso ja auch für die Pflanzen. Wenn, um in einem der früheren Beispiele zu bleiben, eine Löwenzahnpflanze aus der Ebene in die Alpen verpflanzt wird, so wird ja auch nur der Neuzuwachs modifiziert, die noch in der Ebene gewachsenen Blätter und Blüten ändern sich nicht mehr. Hätte der Löwenzahn ein abgeschlossenes, begrenztes Wachstum wie die meisten höheren Tiere, dann könnte man mit ihm derartige Modifikationsversuche nicht so leicht ausführen. Immerhin aber läßt sich auch mit Tieren experimentieren, und alle diese Versuche ergeben, daß im Prinzip das für die Modifizierbarkeit der Pflanzen Gefundene auch für die Tiere gilt.

Es ist wohl den meisten von Ihnen bekannt, daß die Farbe der Schmetterlingsflügel in mehr oder weniger hohem Grade von der Temperatur beeinflußt wird, welche auf die Puppen in bestimmten Entwicklungsstadien einwirkt. Z. B. Puppen des Distelfalters, *Vanessa cardui*, die längere Zeit niederen Temperaturen ausgesetzt waren, etwa einen Monat in einem Eisschrank bei ungefähr 0° gehalten wurden, geben wesentlich anders gefärbte Schmetterlinge als Puppen, welche bei Zimmertemperatur, oder welche längere Zeit warm, z. B. einige Tage bei 36—37°, gehalten worden waren. Über die experimentelle Erzeugung derartiger Kälte- und Wärme-„Aberrationen", wie die Schmetterlingssammler sagen, haben Dorfmeister, Weismann, Standfuss, Fischer, Federley und andere viel gearbeitet.

Fig. 3. Zwei Weibchen einer Schlupfwespe (*Habrobracon*) aus Versuchen von H. Nachtsheim. Das Tier links bei Zimmertemperatur und mangelhafter Nahrung, das Tier rechts bei 30° C in Brutschrank und reichlicher Nahrung gezüchtet. Das Wärmetier ist sehr viel größer und außerdem viel blasser gefärbt. Der Größenunterschied ist so stark, daß zwischen großen Männchen und kleinen Weibchen und umgekehrt eine Copulation nicht mehr möglich ist. Vererbt wird aber auch diese Modifikation nicht.

Ein sehr geeignetes Objekt für solche Modifikationsversuche ist auch, wie zuerst A. Hase fand, eine kleine auf Mehlmottenraupen parasitierende Schlupfwespe (*Habrobracon*), von der zwei Tiere gleicher Rasse, die aber unter verschiedenen Bedingungen herangezogen wurden, in Fig. 3 nebeneinander abgebildet sind.

Augenfällig ist auch der Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Farbe der Schmetterlinge. Dadurch, daß man z. B. die Raupen des Dickkopfspinners *Lymantria dispar* andersartige Futterpflanzen als die gewohnten fressen läßt, etwa Walnußblätter statt der gewohnten Eichenblätter, kann man sehr deutliche Färbungsmodifikationen erzielen. Lehrreich sind auch Versuche, die Babak mit Froschlarven angestellt

hat. Man kann von einer Anzahl Froschlarven gleicher Abstammung den einen Teil mit Fleischnahrung, den anderen mit Pflanzennahrung aufziehen. Beide Kategorien von Versuchstieren gedeihen gut, aber werden sehr verschieden modifiziert. Während bei den mit Fleisch groß gezogenen Kaulquappen die Darmlänge 4,4 mal so groß ist wie die Körperlänge, ist bei den Pflanzenfressern der Darm 7 mal so lang wie der Körper.

Zu ganz entsprechenden Ergebnissen führten analoge Versuche, die man mit Gänsen durchgeführt hat und in ähnlicher Weise wird wahrscheinlich auch bei den Säugern durch die Art des im jugendlichen Alter gegebenen Futters die relative Darmlänge sehr stark beeinflußt,

Fig. 4. Zwei Wurfgeschwister einer sonst sehr einheitlichen Schweinerasse (Berkshire). Das Tier links nur gerade eben notdürftig, das Tier rechts reichlich ernährt (nach S. v. Nathusius).

dafür sprechen Beobachtungen an Katzen. Ferner ist sehr wahrscheinlich, daß die Schädelform, speziell die Schnauzenlänge der Raubtiere stark durch die Art des Futters der jungen Tiere modifiziert wird. Exakt ist aber über alle diese Dinge nur wenig experimentiert worden.

Einen recht schönen Versuch, der zeigt, wie ungemein weit die „Außenmerkmale" abhängig sind von den Ernährungseinflüssen, verdanken wir S. v. Nathusius. Die in Fig. 4 nach Originalen des leider zu früh verstorbenen Forschers abgebildeten beiden Schweine bedürfen wohl keines weiteren Kommentares.

Sorgfältige Versuche über Modifikationen der Körperbeschaffenheit bei Säugern verdanken wir Sumner. Er konnte zeigen, daß z. B. die Schwanzlänge der Mäuse sehr wesentlich von der Temperatur beeinflußt wird, unter der die betreffenden Individuen aufwachsen. Auch die

Menge der Haare hängt von der Temperatur ab. Im kalten Versuchsraume erwachsene Mäuse waren dichter behaart als in der Wärme aufgewachsene. Ähnliche Versuche hat PRZIBRAM mit Ratten angestellt. Auch die praktischen Tierzüchter haben manche ähnliche Beobachtungen gemacht, so ist es eine alte Erfahrung der Kaninchenzüchter, daß Tiere, die im Winter geboren und in kalten Ställen großgezogen werden, kürzere Ohren haben als im Sommer großgezogene Tiere der gleichen Rasse. Diese Erkenntnis wird bei der als Sport betriebenen Zucht von extrem langohrigen Tieren, z. B. der „englischen Widderkaninchen" längst in Praxis umgesetzt.

Sehr augenfällig äußert sich der Einfluß von Ernährungs- und anderen Faktoren, wenn man Säugetiere unter ganz anderen klimatischen Verhältnissen als gewöhnlich großzieht. Die nachstehende Tabelle I[1]) gibt einige Maße von Oldenburger Niederungsrindern aus ihrer Heimat verglichen mit den Maßen von Tieren der gleichen Rasse, die aus reinblütigen Eltern in Südwestafrika geboren und aufgewachsen sind.

Tabelle I

Maße	Bullen, 2—2½jährig, in Oldenburg gezüchtet cm	Bulle, 2½jährig in Südwestafrika geboren und aufgezogen cm
Widerristhöhe	136,0	114,0
Rumpflänge	181,0	130,0
Brustbreite	54,0	33,5
Brusttiefe	76,0	60,5
Brustumfang	215,0	156,0
Hüftenbreite	53,5	41,5
Kopflänge	55,0	44,0
Zwischenhornlinie	19,0	13,5
Hornlänge	27,5	21,0

In den Fig. 5 und 6 sind Photographien entsprechender Tiere wiedergegeben.

So viel hier zunächst zur ersten Orientierung. Vielleicht wundern Sie sich, daß ich so viel Zeit und Worte auf diese vielleicht manchem selbstverständlich erscheinenden Dinge verwendet habe, aber gerade in diesem Punkte müssen wir uns völlig klar sein. Unklare Vorstellungen haben hier schon sehr viel Unheil angerichtet.

[1]) Nach Originalmitteilungen von Herrn Direktor Dr. NEUMANN (Hamburg) zusammengestellt.

Wir hätten also festgestellt, daß das, was eine Spezies charakterisiert und was vererbt wird, stets nur eine bestimmte spezifische Art und Weise der Reaktion auf Außenfaktoren ist. Das Resultat der Reaktion, d. h. die äußeren Eigenschaften eines jeden einzelnen Individuums hängen infolgedessen von **zwei** Dingen ab, **erstens**

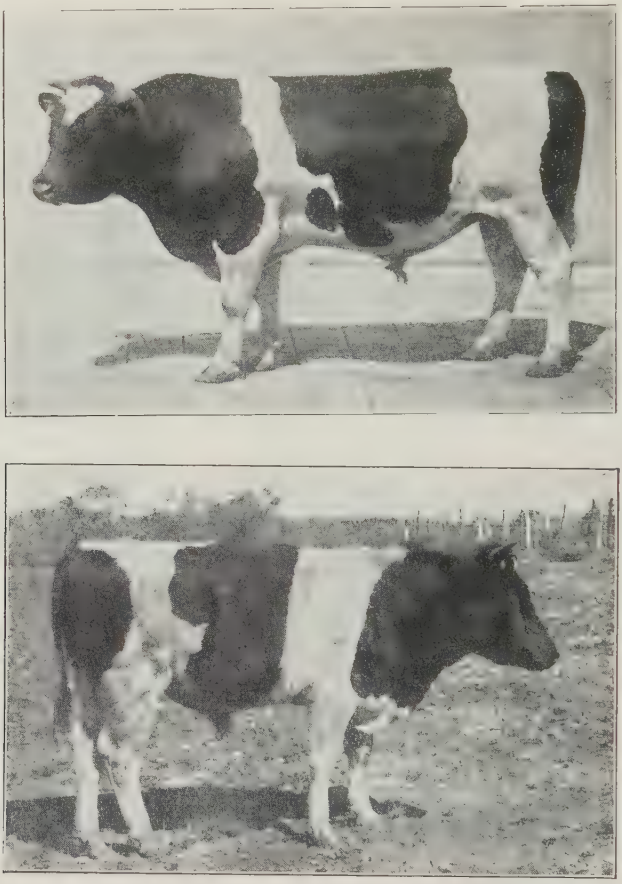


Fig. 5. a $1^1/_2$jähriger Bulle in Oldenburg gezüchtet. b $2^1/_2$jähriger Bulle, genau der gleichen Rasse in Südwestafrika gezüchtet von importierten „reinblütigen" Eltern (nach Originalphotographien von Herrn Direktor Dr. NEUMANN).

von der spezifischen ererbten idioplasmatisch bedingten Reaktionsweise der Spezies, zu der dieses Individuum gehört, und **zweitens** von den Außenbedingungen, unter denen sich das betreffende Individuum entwickelt hat.

Die Primel vererbt nicht eine bestimmte Blütenfarbe, sondern eine bestimmte Weise, auf die jeweiligen Außeneinflüsse mit der einen

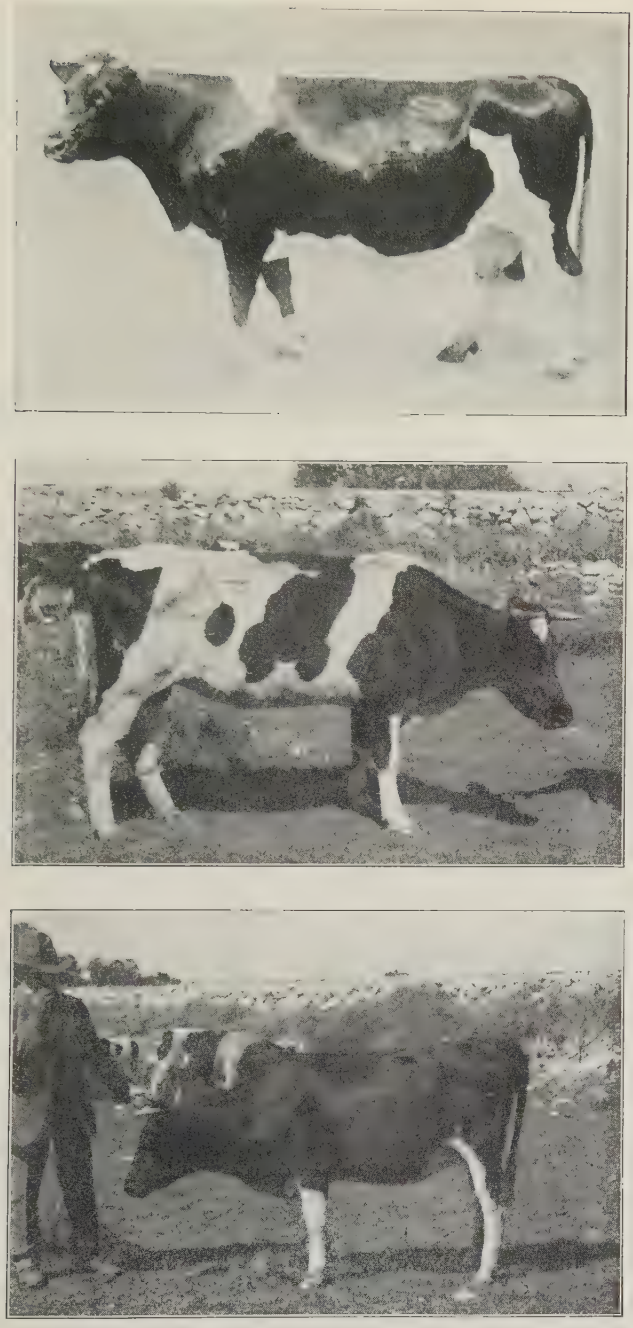


Fig. 6. a Kuh in Oldenburg gezüchtet. b Kuh in Oldenburg aus reinblütigen Eltern geboren, im Alter von einem Jahr nach Südwestafrika eingeführt. c Färse (2 Jahre alt) aus reinblütigen importierten Oldenburger Eltern in Südwestafrika gezüchtet (nach Originalphotographien von Herrn Direktor Dr. NEUMANN).

oder der anderen Färbung zu reagieren. Diese **Reaktionsweise** wird also **vererbt,** und **nicht die Farbe.** Und ebenso sind nicht eine bestimmte Schwanzlänge, bestimmte Dichte der Behaarung, bestimmte Länge der Kiefer usw. die vererbbaren für eine gewisse Mäuserasse charakteristischen Eigenschaften, sondern vererbt wird auch hier nur eine bestimmte typische Reaktionsfähigkeit auf die Außenbedingung.

Nun sind aber so gut wie nie die Außenbedingungen für die verschiedenen Individuen einer Art oder auch für die verschiedenen Organe eines Individuums genau gleich und daher rührt es, daß in ihren äußeren Eigenschaften die verschiedenen Individuen auch einer erblich völlig einheitlichen Spezies und die verschiedenen Organe eines Individuums untereinander verschieden sind.

Für dieses Verschiedensein infolge der Verschiedenheit der Außenbedingung, für diese „Modifikationen" gelten sehr eigentümliche Gesetze und Regeln.

Ein sehr beliebtes Objekt für derartige Studien haben die Bohnen[1]) abgegeben. Wir wissen, daß eine große Zahl von Außenbedingungen die Größe der Bohnen beeinflußt, vor allem sind das verschiedene Ernährungsfaktoren. Ein solcher Ernährungsfaktor ist z. B. die Anzahl der Bohnen, die sich in einer Hülse entwickeln: Ist in einer Hülse nur eine Eizelle befruchtet, so wird diese Bohne besser ernährt und größer werden, als wenn mehrere Eizellen befruchtet worden wären. Ein anderer Ernährungsfaktor ist die Zahl der Blätter, die zur Ernährung dieser Hülse dienen, und solcher Zufälligkeiten, die alle die Größe einer Bohne beeinflussen, gibt es eine unendlich große Zahl. Wir wollen einmal hiervon beliebige herausgreifen, etwa zunächst folgende fünf:

a) Zahl der Bohnen in der betr. Hülse.
b) Zahl der Hülsen am Tragzweige.
c) Zahl der Blätter am Tragzweige.
d) Größe der Blätter am Tragzweige.
e) Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Wir wollen ferner zunächst einmal, um die Rechnung nicht allzu sehr zu komplizieren, die Annahme machen, es gäbe für alle diese 5 Ernährungsfaktoren nur je zwei Alternativen, eine die Bohnengröße fördernde Alternative und eine sie hemmende. Wir wollen einmal immer die fördernde Alternative mit dem großen Buchstaben, die hemmende mit dem kleinen Buchstaben bezeichnen, also folgendermaßen:

[1]) Unter „Bohnen" sind hier immer die Samen der Bohnenpflanze *(Phaseolus)* verstanden. Die ausgewachsene Pflanze selbst wird als „Bohnenpflanze" bezeichnet werden.

Fördernde Alternativen.	Hemmende Alternativen.
A) Geringe Zahl Bohnen in der Hülse.	a) Große Zahl Bohnen in der Hülse.
B) Geringe Zahl Hülsen am Tragzweige.	b) Große Zahl Hülsen am Tragzweige.
C) Große Zahl Blätter am Tragzweige.	c) Kleine Zahl Blätter am Tragzweige.
D) Große Blätter.	d) Kleine Blätter.
E) Günstige Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.	e) Schlechte Belichtungsverhältnisse des Tragzweiges.

Bohnen, die auf einer sich selbst überlassenen Bohnenpflanze erwachsen, werden sich, wenn wir nur diese 5 Faktoren in Rechnung stellen, schon im einzelnen unter sehr verschiedenen Verhältnissen entwickeln. Z. B. eine Bohne entstehe in einer vielsamigen Hülse, die an einem wenige Hülsen tragenden, reichbeblätterten, aber kleinblätterigen, gut belichteten Zweige aufsitzt. Diese Bohne entwickelt sich also unter der „Bedingungskonstellation" a, B, C, d, E. Andere Bohnen entwickeln sich unter anderen Konstellationen, und da alle die genannten Außenfaktoren voneinander unabhängig sind, gibt es im ganzen 32 derartige verschiedene mögliche Kombinationen, und alle haben die gleiche Wahrscheinlichkeit. Wenn wir eine große Zahl, z. B. 1000 Bohnen betrachten, dann können wir also erwarten, daß etwa je $^1/_{32}$ sich unter einer von diesen verschiedenen Konstellationen entwickelt hat. Nehmen wir nun ferner einmal der Einfachheit halber ganz willkürlich an, jeder der günstigen Faktoren, A, B, C, D, E, bedeute eine Verbesserung der Bedingungen um + 1 (mache etwa eine Bohne um 0,1 mm länger), und jeder der ungünstigen Faktoren bedeute eine Verschlechterung um — 1, so ergeben die 32 möglichen Kombinationen folgende „Werte der Bedingungskonstellationen".

Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen	Mögliche Kombinationen	Werte der durch sie realisierten Bedingungskonstellationen
A B C D E	+ 5	a B C D E	+ 3
A B C D e	+ 3	a B C D e	+ 1
A B C d E	+ 3	a B C d E	+ 1
A B C d e	+ 1	a B C d e	— 1
A B c D E	+ 3	a B c D E	+ 1
A B c D e	+ 1	a B c D e	— 1
A B c d E	+ 1	a B c d E	— 1
A B c d e	— 1	a B c d e	— 3
A b C D E	+ 3	a b C D E	+ 1
A b C D e	+ 1	a b C D e	— 1
A b C d E	+ 1	a b C d E	— 1
A b C d e	— 1	a b C d e	— 3
A b c D E	+ 1	a b c D E	— 1
A b c D e	— 1	a b c D e	— 3
A b c d E	— 1	a b c d E	— 3
A b c d e	— 3	a b c d e	— 5

Wir erhalten somit Kombinationen mit den Werten + und — 5 nur je einmal, + 3 und — 3 je fünfmal, + 1 und — 1 je zehnmal, d. h. also Bedingungskonstellationen, die extrem günstig (Wert + 5), oder solche, die extrem ungünstig sind (Wert — 5), kommen nur einmal vor. Konstellationen dagegen, in denen sich die günstigen und ungünstigen Einflüsse nahezu die Wage halten (Werte + 1, — 1), kommen zehnmal vor. Und je extremer ein Konstellationswert wird, desto seltener kommt er vor.

In Form einer Kurve ist die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte in Fig. 7 dargestellt.

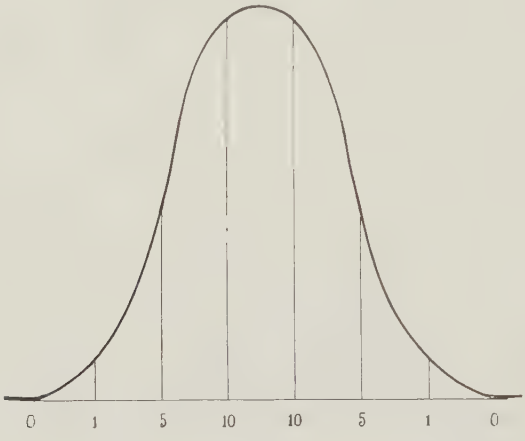


Fig. 7.

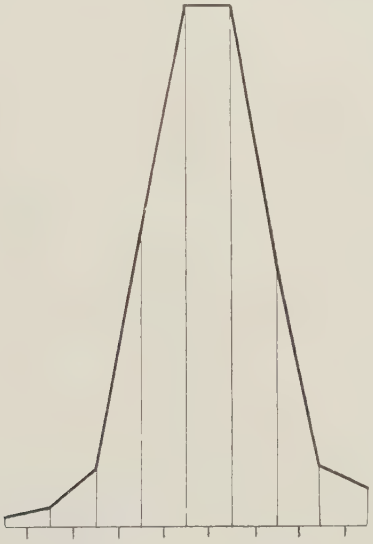
Nun hatten wir ja gehört, daß von einem gewissen Quantum Bohnen jeweils ungefähr gleichviele sich unter je einer von den 32 verschiedenen Bedingungskonstellationen entwickelt haben müssen. Die Folge ist, daß von einem gegebenen Quantum Bohnen **1**/32 unter der extremen günstigen Konstellation + 5 und ebenso **1**/32 unter der extremen ungünstigen Konstellation — 5 aufgewachsen sein muß, da diese Konstellationswerte ja nur je 1-mal vorkommen. Dagen müssen **5**/32 sich unter den Konstellationswerten + 3 bezw. — 3 entwickelt haben, da, wie wir gesehen haben, je **5** der möglichen Kombinationen diese Werte aufweisen, und endlich müssen je **10**/32 der Bohnen sich unter den Konstellationswerten + 1 bezw. — 1 entwickelt haben, die je **10**-mal vorkommen.

Hätten wir nun statt 5 Außenfaktoren eine größere Zahl gewählt, etwa 6, so hätten wir statt der Zahlenreihe 1, 5, 10, 10, 5, 1 die Reihe

1, 6, 15, 20, 15, 6, 1 erhalten, und jede beliebige größere Zahl von Faktoren würde ebenfalls Zahlenreihen geben, die wie:

1
1 2 1
1 3 3 1
1 4 6 4 1
1 5 10 10 5 1
1 6 15 20 15 6 1
1 7 21 35 35 21 7 1 usw.

identisch sind mit den Koeffizientenwerten des Binoms $(a + b)^n$, d. h. also der Gaussschen Wahrscheinlichkeitskurve entsprechen. Bei den



Gewichte in cg	25	30	35	40	45	50	55	60
Gefundene Zahl von Bohnen mit diesen Gewichten . . .	1	2	6	31	55	55	28	6	4

Fig. 8. Gewichte von 188 Bohnen (Johannsens Linie K) nach Johannsen. Es hatten: 1 Bohne ein Gewicht zwischen 20 und 25 cg, 2 Bohnen Gewichte zwischen 25 und 30 cg, 6 zwischen 30 und 35 cg usw.

Bohnen geht nun der Änderung der Konstellationswerte die Änderung der Größe ungefähr parallel, d. h. unter besseren Bedingungskonstellationen erwachsene Bohnen sind entsprechend größer, unter schlechteren erwachsene sind entsprechend kleiner.

Da nun, wie wir gesehen haben, extrem günstige Bedingungskonstellationen ebenso selten sind wie extrem ungünstige, und die Konstellationswerte umso häufiger vorkommen, je mehr sich die günstigen Faktoren und die ungünstigen die Wage halten, ist zu er-

warten, daß auch extrem große und extrem kleine Bohnen sehr selten sein werden, und daß die verschiedenen dazwischenliegenden Bohnengrößen **umso häufiger** vorkommen, **je weniger extrem sie sind,** d. h. je mehr sie sich dem Mittel nähern. Und zwar wird dieses Ansteigen der Häufigkeit ungefähr in der gleichen Kurve erfolgen müssen, in der die Häufigkeit der verschiedenen Konstellationswerte ansteigt, d. h. in der **Zufallskurve.**

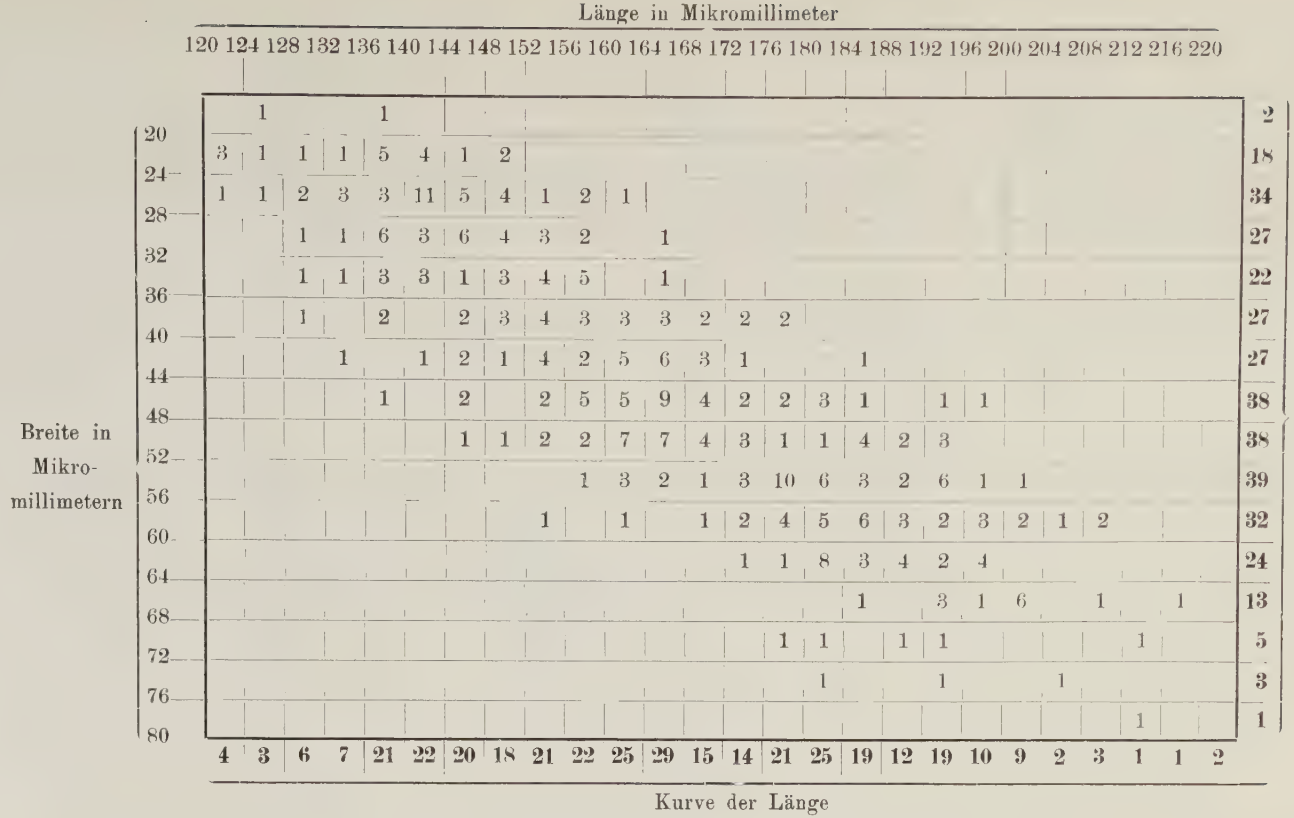
Gewicht in cg	20	25	30	35	40	45	50	55	60
Gefundene Zahl von Bohnen mit diesen Gewichten . .	1	2	14	38	104	172	179	140	53	9

Fig. 9. Gewichte von 712 Bohnen einer einheitlichen reinen Linie (J) nach JOHANNSEN.

Wir wollen sehen, wie weit die empirisch gefundenen Zahlen mit den so theoretisch geforderten übereinstimmen.

Wenn man Untersuchungen darüber anstellen will, wie allein infolge ungleicher Außeneinflüsse individuelle Verschiedenheiten entstehen, so wird man zweckmäßig mit einem Material arbeiten, das nicht auch Verschiedenheiten aus anderen Ursachen aufweist. Ein solches erblich völlig einheitliches Material kann man auf zwei Wegen erhalten: Bei Organismen, die wie die Bohnen, der Weizen und viele andere Pflanzen, sich überwiegend durch Selbstbefruchtung — d. h. „autogam“

Tabelle II



Länge und Breite der Einzelindividuen von *Paramaecium* nach JENNINGS, dargestellt in Form einer „Korrelationstabelle“ (Heredity, Variation und Evolution in Protozoa II, S. 466)

— fortpflanzen, erhält man aus Gründen, die erst in einer späteren Vorlesung näher besprochen werden können, sehr häufig ein erblich einheitliches Material, eine **„reine Linie“**, indem man von **einem** Samenkorn ausgehend sich eine große Zahl Pflanzen züchtet, die alle Nachkommen dieses einen Samenkorns sind. Bei allen Organismen, die sich durch Fremdbefruchtung — „allogam“ — fortpflanzen, erhält man ein einheitliches Material, einen **„Klon“** nach der Terminologie SHULLS, wenn man aus einem Individuum durch ausschließlich ungeschlechtliche Vermehrung sich eine große Nachkommenschaft erzieht.

Wenn man von einer so gewonnenen erblich einheitlichen „reinen Linie“ von Bohnen die Gewichte aller einzelnen Bohnen feststellt, so findet man beträchtliche Unterschiede. Teilt man nun alle diese Bohnen in Gewichtsklassen ein, etwa in Bohnen von 21—25, von 26—30, 31—35 cg usw., und stellt man fest, wie die Bohnen sich auf diese Gewichtsklassen verteilen, so findet man Zahlenreihen wie die vorstehend in Fig. 8 und 9 in Kurvenform dargestellten.

In Tabellenform (Tab. II, S. 21) sei dann noch, um auch ein Beispiel aus einer ganz anderen Organismengruppe zu bringen, mitgeteilt, wie Länge und Breite der Individuen einer einheitlichen Kultur eines „Klons“ des Infusors *Paramaecium* sich verhielten.

In dieser Tabelle sind für jedes Individuum Länge **und** Breite berücksichtigt.

Ein Blick auf diese Kurven zeigt, daß sie tatsächlich eine große Ähnlichkeit mit der zu erwartenden Zufallskurve aufweisen.

Vorlesung II

Sonderfälle der Modifizierbarkeit, einschenkelige Kurven, mehrgipfelige Kurven. — „Umschlagende“ Sippen. — Die kritische Periode.

Wir haben am Schluß der letzten Vorlesung gehört, daß eine statistische Untersuchung der Modifikationen beliebiger, in Zahlen ausdrückbarer Eigenschaften verschiedener Organe eines Individuums oder auch verschiedener Individuen einer einheitlichen Sippe auffallend häufig Zahlenreihen ergibt, die mehr oder weniger der Zufallskurve entsprechen.

Wir hatten auch schon gehört, woher die Ähnlichkeit mit der Zufallskurve in diesen Fällen rührt. Sie kommt daher, daß auf alle diese Eigenschaften eine große Anzahl von sich ganz unabhängig untereinander „zufällig“ kombinierenden Außenfaktoren teils fördernd, teils hemmend einwirken. Da diese Faktoren sich rein nach den Zufalls-

gesetzen kombinieren, so ist leicht zu berechnen, daß Fälle, wo nur fördernde, ebenso wie Fälle, wo nur hemmende Faktoren zusammentreffen, selten sein werden, daß dagegen die Wahrscheinlichkeit einer Kombination umso größer wird, je mehr in ihr hemmende und fördernde Faktoren sich die Wage halten.

Fig. 10 zeigt Ihnen einen von dem englischen Statistiker GALTON konstruierten Apparat, der sehr schön diese Gesetzmäßigkeiten ad oculos demonstriert. Läßt man aus dem Behälter A durch die Öffnung B eine Anzahl von Schrotkörnern über die benagelte Fläche herabrollen, so werden die Schrotkörner sehr häufig auf die Stifte aufstoßen. Jede Schrotkugel hat bei jedem Aufstoß ganz genau die gleiche Wahrscheinlichkeit, nach rechts wie nach links abzuspringen, und dementsprechend werden sich die Sprünge nach rechts und nach links rein nach den Zufallsgesetzen kombinieren. Das Endergebnis ist dementsprechend, daß in die äußersten Fächer nur wenige, in die mittleren Fächer mehr Schrotkugeln fallen.

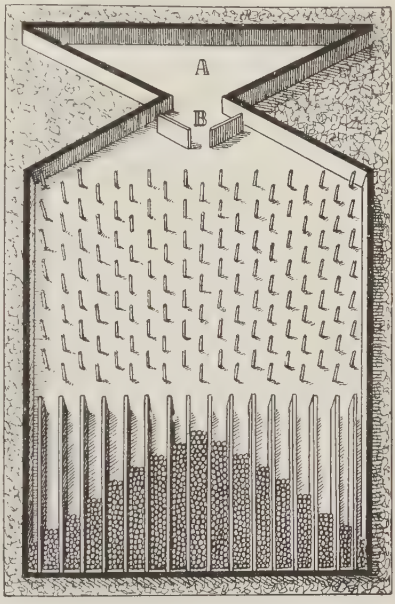


Fig. 10.

Wenn man sich den Apparat mit der nötigen Sorgfalt konstruiert, so bekommt man damit tatsächlich eine Verteilung der Schrotkörner, die sehr weitgehend der Zufallskurve entspricht.

Wenn die mehr oder weniger große Übereinstimmung der statistisch zu ermittelnden Kurve der Modifikationen nur deshalb mit der Zufallskurve eine so weitgehende Ähnlichkeit hat, weil sie gewissermaßen die Gesetze widerspiegelt, welche die Kombinationen der verschiedenen wirksamen Außenbedingungen beherrschen, dann muß es natürlich möglich sein, diese Kurven, „Modifikationskurven“, wie wir sie heißen wollen, nach Willkür zu ändern. Wenn wir z. B. dafür sorgen, daß für eine gegebene Anzahl von Individuen die Außenfaktoren möglichst gleich sind, welche irgend eine Eigenschaft beeinflussen, dann muß diese Eigenschaft bei allen Individuen nahezu gleich ausgebildet sein. Dieser Versuch ist zwar sehr leicht postuliert, aber in der Praxis sehr schwer auszuführen. Wenn Sie allein an die fünf in der letzten Vorlesung willkürlich herausgegriffenen Faktoren für die Bohnengröße denken, an denen

wir die Zufallskurve abgeleitet haben, werden Sie zugeben, daß es nicht möglich sein dürfte, zu erreichen, daß alle Bohnen eines Bohnenstockes unter gleichen Bedingungen aufwachsen. Und die gleichen Schwierigkeiten werden Sie finden, wenn Sie versuchen, eine größere Anzahl von Pflanzen unter völlig gleichen Bedingungen vom ersten Keimungstage an zu ziehen. Auch wenn wir die Samen in einem möglichst gleichmäßig gedüngten Beete aussäen, so werden kleine Unterschiede in der Nährsalzzufuhr nicht zu vermeiden sein, ferner werden die verschiedenen Samen zu verschiedener Zeit keimen, der eine bei kaltem Regenwetter, der andere bei warmem, sonnigem Wetter, und alles dies bedingt schon Ungleichheiten.

Immerhin gelingt es aber, durch derartige Versuche das Verschiedensein wenigstens sehr wesentlich einzuschränken, so daß die extremen Modifikationen verschwinden. In einem Versuche, den KLEBS angestellt hat, gelang es, eine Sippe von *Sempervivum* (Hauswurz), die sonst Blüten mit ziemlich verschiedener Staubblattzahl ausbildet, durch möglichst gleichmäßige Kulturbedingungen dahin zu bringen, daß sie fast nur Blüten mit der gleichen Zahl von Staubblättern entwickelte. Während diese Sippe nämlich sonst Blüten mit 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 und 10 Staubblättern aufwies, waren unter den von KLEBS angewendeten Kulturbedingungen über 90%, in einem Falle sogar 98,8% aller Blüten in bezug auf die Staubblattzahl gleich, hatten durchweg 5 Staubblätter und nur 1,2% der Blüten wies andere Staubblattzahlen, 6 oder 4 auf.

So schwierig es nun ist, durch Aufhebung aller Ungleichheiten in den Außenbedingungen das Verschiedensein der einzelnen gleichnamigen Teile eines Individuums oder der verschiedenen Individuen einer Sippe zu verhindern, so leicht ist es, durch willkürlich gesetzte Kulturbedingungen den Mittelwert zu verschieben, um den sich die verschiedenen Modifikationen eines Individuums oder eines Organes gruppieren. Wenn wir z. B. von der Bohnensippe, deren Modifikationskurve in Fig. 9 dargestellt ist, eine Gruppe (A) von Pflanzen in guter Gartenerde unter möglichst günstigen Kulturbedingungen ziehen, und eine zweite Gruppe (B) ohne besonders sorgfältige Pflege, dann werden wir finden, daß die Individuen der Gruppe A im Durchschnitt größere Bohnen haben werden, daß also der Gipfel der Kurve nicht mehr etwa bei 45—50 cg, sondern jetzt vielleicht bei 55—60 cg liegen wird. Es werden ferner die größten Bohnen der Gruppe A wesentlich größer sein als die größten Bohnen der Gruppe B. Ganz besonders instruktive Versuche dieser Art hat JENNINGS mit Rassen von *Paramaecium* angestellt. — Das Resultat aller derartigen Versuche können wir wohl am besten in der Weise formulieren, daß wir sagen, die statistisch zu ermittelnde Kurve der verschiedenen Modifikationen, welche die verschiedenen Organe eines

Individuums oder die verschiedenen Individuen einer einheitlichen Sippe zeigen, ist durchaus nicht etwas Starres, Unveränderliches, sondern sie hängt in ihrer Form und ihren relativen Werten ab von den Außenbedingungen, die auf die verschiedenen Organe oder die verschiedenen Individuen eingewirkt haben.

Wenn wir zunächst rein empirisch statistische Modifikationskurven aufnehmen, von der Art, wie sie in den Fig. 8 und 9 abgebildet sind, so finden wir auch sehr häufig Kurven mit sehr geringer oder gar keiner Ähnlichkeit mit der Zufallskurve. Ein Beispiel von einer solchen Kurve gibt Ihnen Fig. 12, in der die verschiedenen Modifikationen der Blumenblattzahl von *Caltha palustris*, der Sumpfdotterblume, dargestellt sind.

Daß durchaus nicht alle Modifikationskurven mit der Zufallskurve übereinstimmen, darf uns nicht weiter wundern, denn wir dürfen ja eine solche Übereinstimmung nur erwarten, wenn zwischen den „Änderungen der Konstellationswerte der Außenbedingungen“ und der „Änderung der betreffenden untersuchten Eigenschaft“ ein sehr weitgehender Parallelismus besteht. Also nur, wenn in unserem schematischen Beispiele die unter besonders guten Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen auch ganz entsprechend größer, die unter schlechteren Konstellationen ganz entsprechend kleiner sind, wird die statistische Kurve der Bohnengröße mit der Zufallskurve übereinstimmen.

Dieser Parallelismus besteht nun aber durchaus nicht immer. Wir hatten gesehen, daß die Größe der Bohnen sehr wesentlich beeinflußt wird durch Ernährungsverhältnisse. Mit besserer Ernährung werden die Bohnen größer. Aber dieses Größerwerden hat seine, je nach der Bohnenart verschieden liegende Grenze. Wenn die maximale Bohnengröße einmal erreicht ist, dann hilft eine weitere Verbesserung der Bedingungskonstellationen nicht. Die Größe nimmt nicht dauernd zu. Bei unseren Bohnen liegt diese obere Grenze ungefähr bei 1,5 g, also bis etwa zu diesem Gewicht geht hier die Änderung der Größe parallel der Verbesserung der Werte der Bedingungskonstellationen, aber von hier ab hört das auf. Nun kommen aber schon so extrem günstige Bedingungskonstellationen, die ein Ansteigen der Bohnengröße bis zu 1,5 g ermöglichen, in der Natur unter den sogenannten „normalen“ Existenzbedingungen äußerst selten, ja so gut wie nie vor, es wird also die Grenze der Modifizierbarkeit in praxi fast nie erreicht, sondern die Bedingungskonstellationen schwanken nur unterhalb dieser Grenze, wo also der Parallelismus noch besteht. Nur deshalb gibt die statistische Kurve der Bohnengewichte ein ziemlich getreues Bild der Zufallskurve.

Es ist aber sehr oft der Fall, daß derartige Grenzen der Modifizierbarkeit noch ganz innerhalb der in der Natur oft vorkommenden Bedingungskonstellationen liegen.

Wir wollen, um uns das klar zu machen, wieder auf unser altes Schema zurückgreifen. Wir hatten gefunden, daß schon, wenn wir von den vielen auf die Bohnengröße einwirkenden Faktoren eine kleine Zahl herausgreifen, sich feststellen läßt, daß nur wenige Bohnen unter extrem günstigen (+ 5) bezw. extrem ungünstigen (— 5) Konstellationen sich

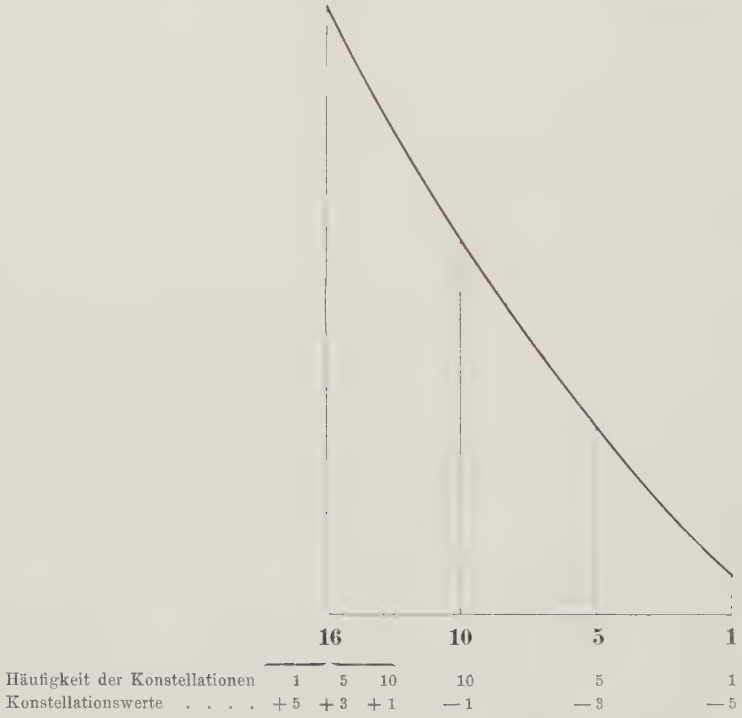


Fig. 11.

entwickeln, ein schon etwas größerer Teil unter etwas mehr dem Mittel genäherten Konstellationen und die Hauptmasse schließlich unter Konstellationen, bei denen sich die ungünstigen und die günstigen Faktoren ungefähr die Wage halten. Bleiben wir nun bei diesem Beispiele und nehmen wir einmal an, schon bei der Konstellation vom Werte + 1 sei die obere Grenze der Modifizierbarkeit der Bohnengröße erreicht und die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen Bohnen seien deswegen nicht mehr größer, dann würde eine Statistik der Bohnengewichte folgendes zeigen: 16 (10 + 5 + 1) Teile der Bohnen wären von einer bestimmten Größe, 10 Teile wären um — 1 kleiner, 5 Teile

um — 3 kleiner und 1 Teil um — 5, oder in Kurvenform hätten wir vorstehendes Bild (Fig. 11).

Derartige einschenkelige Kurven oder „halbe Kurven", wie man sie auch genannt hat, finden sich in der Natur ziemlich häufig. Fig. 12 gibt z. B. die Statistik der Zahl der Blumenblätter der Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*). Hier liegt demnach offenbar die untere Grenze der Modifizierbarkeit der Zahl der Blumenblätter schon ziemlich nahe bei mittleren Werten der Bedingungskonstellationen, ähnlich wie in unserem schematischen Beispiele.

Wie wir eingangs dieser Vorlesung gehört haben, liegt es stets mehr oder weniger in unserer Macht, durch Kultur unter willkürlich

Blumenblattzahl	4	5	6	7	8	9	10
Gefundene Zahl Blüten mit dieser Blumenblattzahl . .	0	233	45	6	4	3	0

Fig. 12. Kurve der Zahl der Perigonblätter von 281 Blüten von *Caltha palustris* (Sumpfdotterblume).

gesetzten Bedingungen das Mittel der Konstellationswerte und damit auch das Mittel der Modifikationen zu verschieben. Das hat nun sehr eigenartige Konsequenzen. Es kann nämlich bei einer bestimmten Kulturmethode das Mittel der Bedingungskonstellationen gerade bei einem Werte liegen, der auch die Grenze der Modifizierbarkeit des untersuchten Merkmals bildet, und bei einer anderen Kultur kann das Mittel der Werte der Bedingungskonstellationen so verschoben sein, daß der Konstellationswert, bei welchem die Grenze der Modifizierbarkeit liegt, jetzt eine ganz extreme Lage hat. Und dementsprechend ist es möglich, für ein und dieselbe Sippe einmal Kulturbedingungen zu wählen, bei denen ihre Modifikationskurve eine typische „halbe Kurve" darstellt, wie andererseits Kulturbedingungen, bei denen die Modifikationskurve ziemlich genau mit der Zufallskurve übereinstimmt.

Auch sonst zeigen sich noch allerhand Abweichungen der Modifikationskurve von der Zufallskurve. Im einzelnen Falle klarzulegen, woher gerade diese oder jene bestimmte Form der Kurve rührt, dürfte wohl nur selten gelingen. Wo kein Parallelismus zwischen Modifizierung und Veränderung der Werte der Bedingungskonstellationen besteht, können natürlich die verschiedenen Kurven zustande kommen.

Gewichte in cg . .	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85
Linie **B** (—·—) . .	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	
Linie **0** (— —) . .	4	4	5	19	69	69	44	5	—	—	—	—	—	—	—	
Summe von **B + 0**	**4**	**4**	**5**	**20**	**75**	**88**	**76**	**71**	**88**	**100**	**90**	**50**	**19**	**1**	**3**	

Fig. 13.

Näher beschäftigen wollen wir uns hier nur noch mit einem sehr häufig vorkommenden Typus abnormaler Modifikationskurven, es sind dies die zwei- und mehrgipfeligen Kurven. Wenn Sie bei der statistischen Kurve der Modifikationen verschiedener Individuen einer Pflanzen- oder Tierspezies zweigipfelige Kurven finden, dann müssen Sie zunächst immer mit größter Skepsis prüfen, ob die untersuchte Sippe wirklich auch im strengsten Sinne rein, d. h. erblich einheitlich ist.

Wenn wir in einem Beete zwei **verschiedene** reine Linien von Bohnen durcheinander wachsen haben, von denen die eine die in Fig. 13 mit — —, die andere die mit —·— bezeichnete Modifikationskurve aufweist, dann wird eine statistische Aufnahme der Bohnengewichte des ganzen Beetes die zweigipfelige, in Fig. 13 mit —— eingezeichnete Kurve geben.

Auch das Vorhandensein von zwei oder mehreren Altersklassen in einem statistisch untersuchten Bestande, z. B. in einem Heringsschwarm, kann eine zwei- oder mehrgipfelige Kurve verursachen.

Eine andere Ursache zu mehrgipfeligen Modifikationskurven und auch zu sonstigen unregelmäßigen Kurven innerhalb einer reinen Sippe liegt auch natürlich darin, daß die verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen für die verschiedenen Individuen selber durchaus nicht immer der Zufallskurve entsprechen. Wie solche atypische Kurven der Konstellationskurve zustande kommen können, ist leicht abzuleiten. Es braucht z. B., um hier nur eine Möglichkeit herauszugreifen, unter den verschiedenen Faktoren, die ein Merkmal beeinflussen, nur einer zu sein, der einen viel stärkeren Einfluß ausübt als die übrigen, dann wird schon die Kurve der Konstellationswerte (S. 18) mehrgipfelig werden. Im einzelnen will ich das hier nicht ableiten. Man braucht z. B. nur in unserem Bohnenschema S. 17 die Annahme zu machen, der Faktor B sei von so überragender Wichtigkeit, daß er eine Verschiebung der Konstellationswerte nicht bloß um + 1 bezw. — 1, wie die anderen, sondern um + 5 bezw. — 5 bewirkt, dann bekommen wir schon eine zweigipfelige Kurve für die Häufigkeit der verschiedenen Werte der Bedingungskonstellationen.

Die zweigipfeligen Modifikationskurven leiten über zu einer eigentümlichen Art der Modifizierbarkeit, die auf den ersten Blick wenig Ähnlichkeit mit der sonstigen Modifizierbarkeit hat, wie wir sie bisher kennen gelernt haben. Es handelt sich um die sogenannten umschlagenden Sippen. Wir wollen auch hier einmal und zwar jetzt zum letzten Male von unserem Bohnenschema ausgehen. Wir wollen annehmen, wir hätten eine Bohnenrasse vor uns, die folgende eigenartige Beschränkungen der Modifizierbarkeit zeigte: Es sollen Änderungen in den Werten der Bedingungskonstellationen von — 5 über — 3, — 1 bis + 1 ganz ohne Einfluß auf die Bohnengröße bleiben, so daß also alle unter diesen verschiedenen Bedingungskonstellationen erwachsenen Bohnen untereinander gleich groß seien, daß dagegen alle unter den Bedingungskonstellationen + 3 und + 5 erwachsenen unvermittelt größer seien als die übrigen, daß also gerade zwischen

den Konstellationen +1 und +3 ein gewisser Umschlagepunkt für die Bohnengröße läge, dann müßten von den Bohnen einer solchen Bohnenpflanze $^{26}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen — 5, — 3, — 1, + 1 erwachsenen, eine bestimmte Größe haben und $^{6}/_{32}$, d. h. die unter den Konstellationen + 3 und + 5 erwachsenen eine andere. Läge der Umschlagepunkt etwa zwischen — 1 und + 1, dann wären $^{16}/_{32}$ von einer gewissen Größe und $^{16}/_{32}$ von einer anderen Größe. Derartige Bohnensippen wären dann in bezug auf Bohnengröße umschlagend. Wie gesagt, ist dies jedoch ein erfundenes Beispiel, Bohnenarten, die in bezug auf die Bohnengröße umschlagen, kennen wir nicht, aber sonstige Arten, die ein derartiges Umschlagen zwischen nur zwei Modifikationen an Stelle einer ganzen Anzahl von verschiedenen Modifikationen zeigen, kennen wir in großer Zahl. Hierher gehören z. B. die sog. zwangsgedrehten Rassen von einer Distelart, *Dipsacus silvestris*, von denen ein Exemplar in Fig. 14 abgebildet ist. Wie diese Zwangsdrehung anatomisch zustande kommt, kann ich hier nicht auseinandersetzen, uns interessiert hier nur der Umstand, daß es von vielen Pflanzen Sippen gibt, bei denen alle besonders gut ernährten Individuen zwangsgedrehte Stengel haben. Sät man Samen von solchen Rassen in reichlich gedüngte Erde und sorgt dafür, daß die jungen Pflanzen nicht zu nahe beisammenstehen, daß also jedes Individuum möglichst viel Licht- und Luftzutritt hat, dann wird man fast ausschließlich zwangsgedrehte Individuen erhalten. Behandelt man aber die Sämlinge alle gleichmäßig schlecht, sät etwa sehr dicht in magere Erde, so wird man unter Um-

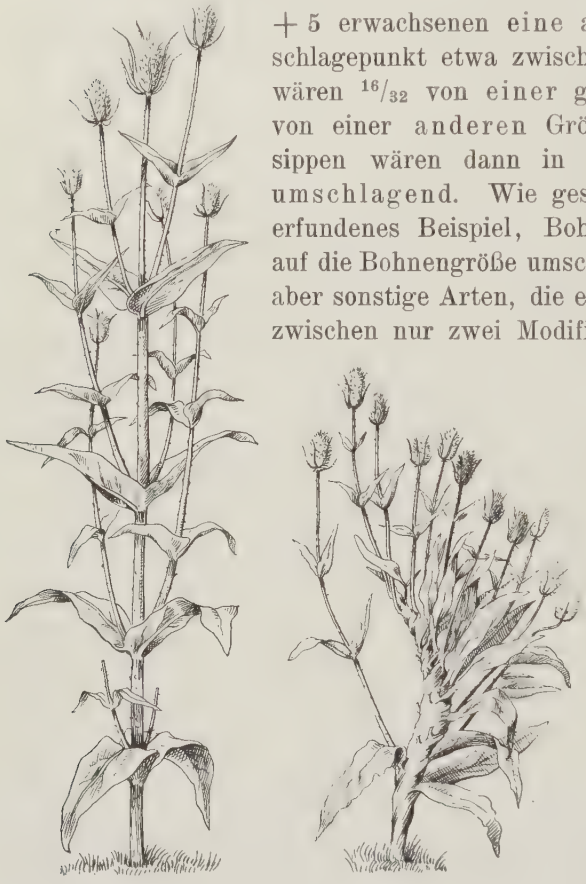


Fig. 14. *Dipsacus silvestris.*

Pflanzen einer zwischen normalen (a) und zwangsgedrehtem (b) Wuchs umschlagenden Sippe (nach DE VRIES)

ständen keine einzige gedrehte Pflanze erhalten. Sorgt man nicht für eine derartige Gleichmäßigkeit der Bedingungen, sondern sät ohne besondere Sorgfalt in gewöhnlicher Weise aus, dann werden natürlich die Bedingungen für die einzelnen Individuen ungleich sein, und dementsprechend erhält man teils gedrehte, teils ungedrehte Pflanzen.

Wir haben also hier ein Beispiel dafür, daß ein Merkmal, in diesem Fall die Form des Stengels, nur in zwei Modifikationen auftritt und nicht in einer großen Anzahl von Abstufungen, wie wir sie etwa bei den Bohnengewichten gefunden haben. Obschon die einzelnen Individuen unter einer großen Zahl von verschiedenen Bedingungskonstellationen aufwachsen, wenige unter extrem günstigen und wenige unter extrem ungünstigen, die große Mehrzahl aber unter mittleren Konstellationswerten, finden wir hier keineswegs eine einigermaßen entsprechende Anzahl verschiedener Modifikationen, sondern nur zwei. Bei einem bestimmten Konstellationswerte der Ernährungsbedingungen, oder weniger gelehrt gesagt, bei einem Minimum guter Ernährung liegt ein Grenzpunkt, alle Individuen, die jenseits dieser Grenze, unter schlechterer Ernährung aufgewachsen sind, haben einfache Stengel, alle diesseits aufgewachsenen haben gedrehte Stengel. Man bezeichnet diese Art des Umschlagens vielfach auch mit dem Fachausdruck „fester Dimorphismus“.

Es gibt nun auch Rassen, welche nicht bloß zwischen zwei Modifikationen umschlagen, sondern zwischen mehreren, und diese Art des Umschlagens leitet natürlich über zu dem „Umschlagen zwischen sehr vielen Modifikationen“, d. h. zu dem gewöhnlichen Modifiziertwerden. Sie sehen also, das Umschlagen der sogenannten umschlagenden Sippen ist nur ein Spezialfall des Modifiziertwerdens.

Für solche „umschlagende Sippen“ hat DE VRIES ursprünglich in seiner Mutationstheorie den Ausdruck „Zwischenrassen“ vorgeschlagen. Z. B. ist das DE VRIESsche *Trifolium pratense quinquefolium*, das dann später besonders von TINE TAMMES eingehend untersucht worden ist, eine solche umschlagende Sippe.

Diesen Terminus Zwischenrasse wollen wir nicht gebrauchen, weil DE VRIES ihn auch für Sippen verwendet hat, die eine ganz prinzipiell andere Erblichkeit haben wie z. B. die „gestreiften“ Rassen vom Gartenlöwenmaul *(Antirrhinum majus)* und viele buntblätterige Sippen. Näheres über diese zweite Kategorie von „Zwischenrassen“ im DE VRIESschen Sinne werden wir später hören.

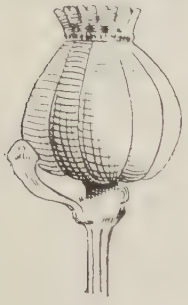
Soviel hier zur ersten Orientierung über die Gesetze des Modifiziertwerdens. Wir werden im Laufe der nächsten Vorlesung sehr viel auf das hier Besprochene zurückgreifen.

Wenn wir beobachten, wie unter dem Einfluß von allen möglichen verschiedenen Außenfaktoren die Eigenschaften der Pflanzen modifiziert werden, so fällt uns immer wieder auf, daß dieser Einfluß irgend eines Außenfaktors zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden ist. Sehr schön ist dies zu demonstrieren an einer Rasse von Mohn *(Papaver somniferum var. polycephalum)*, die dadurch ausgezeichnet ist, daß bei ihr eine mehr oder wenige große Anzahl der Staubfäden in Fruchtblätter, „Nebencarpelle", umgewandelt ist. Die Zahl dieser Nebencarpelle ist an verschiedenen Individuen und an den verschiedenen Blüten eines Individuums sehr verschieden und es läßt sich leicht feststellen, daß es Ernährungsfaktoren sind, welche die Zahl der Carpelle beeinflussen. Gut genährte Pflanzen haben viele, schlecht genährte wenige oder gar keine Nebencarpelle (Fig. 15 u. 16). Aber nur die Ernährungsfaktoren, die in einem ganz bestimmten Alter auf die jungen Pflanzen einwirken, haben einen Einfluß, so hat H. DE VRIES die Beobachtung machen können, daß Pflanzen dieser Mohnrasse, die in einem gewissen Alter schlecht behandelt wurden, etwa Mangel an Wasser litten, oder gerade in diesem Zeitraum verpflanzt wurden, später nur einfache Blüten ohne Nebencarpelle bildeten, auch wenn sie in ihrem weiteren Leben unter sehr günstigen Ernährungsbedingungen standen und dementsprechend sich weiterhin sehr kräftig entwickelt hatten. Umgekehrt bildeten Pflanzen, die gerade in dieser genannten „kritischen Periode" unter besonders günstigen Bedingungen lebten, sehr nebencarpellreiche Blüten, auch wenn sie später unter sehr ungünstigen Bedingungen standen.

Woher der große Einfluß der Ernährungsbedingungen in dieser kritischen Periode herrührt, ist in diesem Falle sehr leicht verständlich. An Pflanzen, die gerade in diesem fraglichen Alter stehen, findet die Anlage und Differenzierung der Blüten an den Vegetationspunkten statt und in etwa 14 Tagen älteren Pflanzen sind in den Blüten die einzelnen Teile schon differenziert, ihre weitere Entwicklung ist damit festgelegt. In ähnlicher Weise läßt sich auch sonst sehr häufig eine bestimmte kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors erkennen. Bei *Primula sinensis* liegt z. B. die kritische Periode für die Bestimmung der Blütenfarbe in den Blütenknospen auf einem Entwicklungsstadium ungefähr 5—8 Tage vor dem Aufblühen der Knospen. Bei Schmetterlingen endigt die kritische Periode des Temperatureinflusses auf die

Flügelfarbe in einem gewissen Zeitpunkt des Puppenstadiums, und ähnliche Beispiele ließen sich leicht in großer Zahl anführen.

Wir sahen, daß beim Mohn die kritische Periode für die Zahl der Nebencarpelle zusammenfällt mit der Zeit, in der die betreffende Blüte sich am Vegetationspunkte differenziert. Da nun aber an einem Individuum sich nacheinander zu verschiedenen Zeiten eine ganze Anzahl von Blüten entwickelt, so folgt ohne weiteres schon hieraus, daß in den kritischen Perioden verschiedener Blüten eines Individuums die Außenfaktoren ganz verschieden einwirken können, und daß demnach auf einem Individuum Blüten mit sehr verschiedener Carpellzahl sitzen können. Das ist denn auch tatsächlich der Fall. Bei Tieren mit einer abgeschlossenen individu-



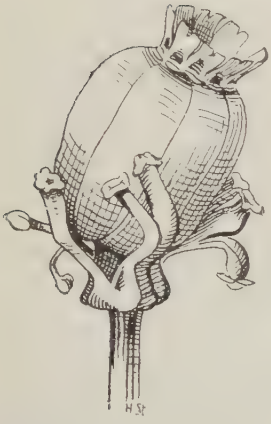


Fig. 15. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellarme Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).

Fig. 16. *Papaver somniferum polycephalum.* Nebencarpellreiche Blüten (nach DE VRIES-KLEBAHN).

ellen Entwicklung sind derartige Fälle, daß einzelne Teile eines Tieres verschieden modifiziert werden, im allgemeinen nicht möglich, und Tiere, die vegetativ weiter wachsen, sprossen wie die Pflanzen, sind daraufhin nicht untersucht. Umgekehrt sind entsprechend bei den Pflanzen mit ihrem meist nicht begrenzten individuellen Wachstum Modifikationen, die für ein ganzes Individuum gelten, sehr selten. Der Begriff Individuum ist ja bei der Mehrzahl der Pflanzen wegen der spontanen vegetativen Vermehrung oder der doch künstlich leicht

möglichen Teilung und Vermehrung durch Stecklinge gar nicht aufrecht zu erhalten.

Die kritische Periode für den Einfluß eines Außenfaktors kann nun aber auch vielfach schon in ganz unerwartet frühen Entwicklungsstadien liegen. Über eine hübsche derartige Beobachtung hat NORDHAUSEN berichtet. Es ist lange bekannt, daß an einem und demselben Baume die Blätter einen ganz verschiedenen anatomischen Bau haben, je nachdem, ob sie an einem stark beschatteten Aste etwa im Innern der Baumkrone, oder ob sie an einem gut belichteten Aste sitzen. Lichtblätter der Buche z. B. haben zwei Schichten Palisadenzellen, Schattenblätter dagegen nur eine.

Die kritische Periode für die Bestimmung des Blattbaues, ob ein Licht- oder ein Schattenblatt daraus werden soll, liegt hier schon in sehr jungen Stadien noch in den geschlossenen Knospen, die im Sommer schon für das nächste Jahr ausgebildet werden und dann im nächsten Frühjahr erst austreiben. Ein Ast, der im Sommer 1910 gut belichtet war, bildet also im Jahre 1911 Blätter mit dem Bau der Lichtblätter aus, auch wenn man ihn ganz schattig hält, und umgekehrt, ein Ast, der im Sommer 1910 im Schatten war, bildet 1911 Schattenblätter aus, auch wenn er denkbar günstig belichtet wird. Es werden eben die Blätter für das nächste Jahr in den Knospen schon bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium vorgebildet, und offenbar ist in diesem Entwicklungsstadium der anatomische Bau schon ziemlich weitgehend festgelegt.

Was es übrigens für Faktoren sind, welche in diesem Beispiele den Blattbau so weitgehend modifizieren, ist nicht bekannt, in letzter Linie natürlich das Licht, aber die Wirkung ist wohl eine sehr indirekte. Es scheint — nach Beobachtungen von MATTHUSE — daß die ganz jungen Blätter, welche eine reichliche Menge von Assimilaten, d. h. Zucker im wesentlichen, zur Verfügung haben, den Bau der Lichtblätter bekommen, und die Blätter, die in ihren ersten Stadien hungern, den Bau von Schattenblättern.

Wenn wie hier die kritische Periode für die Wirkung eines Außeneinflusses in sehr frühen Entwicklungsstadien liegt und vor allem, wenn wie hier die Wirkung erst $^3/_4$ Jahre später sichtbar wird, kann man leicht auf den Gedanken kommen, daß hier etwas Ähnliches wie eine Vererbung vorliege. Es ist wahrscheinlich, daß manche Fälle von scheinbarer Vererbung von Modifikationen auf ähnlichen Prozessen beruhen.

Vorlesung III

Die Erblichkeit der Modifikationen I

Wir haben in den beiden vorigen Vorlesungen gehört, wie sehr die äußeren Eigenschaften eines Organismus abhängen von Einflüssen der Umwelt. Dagegen haben wir die Frage nur ganz kurz gestreift, ob die Modifikation eines Individuums auch die Modifizierbarkeit der Nachkommen beeinflusse, d. h. ob eine Modifikation vererbt werde.

Ehe wir die Versuche besprechen, die zur Lösung dieser Frage angestellt worden sind, ist es wohl gut, wenn wir erst die Frage selbst scharf definieren.

Eine Vererbung einer Modifikation würde vorliegen, wenn dadurch, daß ein Individuum in irgend einer Richtung modifiziert wäre, die Modifizierbarkeit seiner Nachkommen so verändert würde, daß die Modifikation auch auftritt ohne die besonderen Ursachen, welche das erstmalige Auftreten der Modifikation ausgelöst haben. Also wenn ein roter Primelstock, der im Warmhaus weiße Blüten bildet, eine Nachkommenschaft hätte, die weiß blüht, auch ohne daß man sie in ein Warmhaus stellt, oder wenn ein Mausepärchen, das besonders langschwänzig geworden ist, weil es im Wärmeschrank aufgewachsen ist, eine Nachkommenschaft ergäbe, die dauernd langschwänzig ist, auch wenn sie bei niederer Temperatur gehalten wird, dann läge eine Vererbung einer Modifikation vor. Eine Vererbung der Modifikation würde also, um auf unser altes Paraffinbeispiel zurückzugreifen, dem entsprechen, daß ein Paraffin dadurch, daß man es schmilzt, einen niedrigeren Schmelzpunkt bekäme.

Es gibt wenig Gebiete der Biologie, über die soviel geredet und geschrieben worden ist, wie über diese eine Frage. Eine Entscheidung kann hier nur eine umfassende experimentelle Untersuchung mit klarer Fragestellung bringen.

Es ist das große Verdienst von W. Johannsen, zuerst mit völlig klarer Fragestellung einwandsfreie Versuche angestellt zu haben.

Wir wollen zunächst besprechen, was wir an einzelligen Organismen haben feststellen können, weil hier die Verhältnisse sehr leicht übersehbar und leicht verständlich sind.

Die besten Versuche verdanken wir dem amerikanischen Zoologen Jennings, der besonders mit dem Infusorium *Paramaecium* viel experimentiert hat. Diese Paramaecien lassen sich leicht in kleinen Aquarien kultivieren, sie vermehren sich sehr rasch einfach durch Zweiteilung. Untersucht man eine Kultur von Paramaecien, die alle von einem ursprünglich in das Aquarium gesetzten einzigen Tier nur durch

Zellteilung abstammen, also ein erblich einheitliches Material, einen „Klon“ darstellen, so findet man, daß die Einzelindividuen in Länge, Breite und Form sehr verschieden sind. Die Ursache dieser Verschiedenheit besteht in ungleicher Ernährung, und in anderen Außeneinflüssen, welche auf die Einzelindividuen verschieden einwirken. So schwankte in einer der JENNINGSschen Kulturen Länge und Breite der einzelnen Tiere in der schon früher in Tab. II S. 21 dargestellten Weise. In einer anderen solchen Kultur waren die längsten Tiere 200, die kleinsten 140 Mikromillimeter lang. Im einzelnen ist die Länge der verschiedenen dieser Kultur in Tab. III dargestellt.

Tabelle III

Länge in μ	140	144	148	152	156	160	164	168	172	176	180	184	188	192	196	200
Zahl der Tiere nach dieser Länge	2	5	5	14	26	27	40	52	39	32	26	14	12	3	2	1

Es war nun die Frage, wie ist die Nachkommenschaft der großen, wie die der kleinen Tiere beschaffen? Haben die großen Tiere eine im Durchschnitt größere, die kleinen Tiere eine im Durchschnitt kleinere Nachkommenschaft? Das Resultat aller in dieser Richtung angestellten Versuche ist: die größten sowohl wie die kleinsten Tiere haben genau die gleiche Nachkommenschaft, sie ergeben beide — gleiche Kulturbedingungen vorausgesetzt — Kulturen, deren kleinste Tiere wieder 140, deren größte 200 Mikromillimeter lang sind. Die Modifikationskurve der Länge ist in Kulturen, die von den größten Tieren abstammen, genau die gleiche, wie in Kulturen, die von den kleinsten Tieren abstammen.

In Form eines schematischen Stammbaumes ist das in Fig. 17 dargestellt. Auch wenn man eine „Selektion nach Groß“ oder „nach Klein“ hin durch zahlreiche Generationen hindurch fortsetzt, bleibt das Resultat das gleiche: Die individuelle Beschaffenheit eines Tieres — ob nach groß oder klein modifiziert — wird nicht vererbt, die charakteristische Modifizierbarkeit der zu dem Versuch verwendeten *Paramaecium*-Sippe wird durch die Modifizierung eines Individuums nicht verändert.

Genau das gleiche Resultat ergaben zahlreiche andere einwandfrei durchgeführte analoge Versuche.

Es genügt wohl, einige wenige Beispiele zu nennen. Sehr übersichtliche Versuche über die Vererbung der Widerstandsfähigkeit von *Paramaecium* gegen Gifte verdanken wir JOLLOS. Die Prüfung einer erblich einheitlichen Kultur — vegetative Nachkommen eines Individuums

— ergibt, daß die Widerstandsfähigkeit der Einzelindividuen gegen Gifte, etwa arsenige Säure, sehr verschieden ist, ebenso verschieden wie die Körperlänge und anderes. JOLLOS untersuchte nun, ob die Nachkommen der am meisten giftfesten Individuen auch eine besonders giftfeste Nachkommenschaft geben, das ist nicht der Fall. Auch Selektion der giftfestesten Individuen während einer längeren Reihe von Generationen gab keine durchschnittlich giftfestere Nachkommenschaft.

Entsprechende lehrreiche Versuche mit Bakterien hat F. WOLF ausgeführt. Bei manchen Bakterien sind die Kolonien durch Farbstoffe lebhaft gefärbt, so produziert *Bacillus prodigiosus* einen blutroten, *Pseudomonas pyocyaneus* einen blaugrünen Farbstoff. Die Farbstoffbildung hängt sehr wesentlich von Außeneinflüssen, Ernährung, Temperatur u. ä. ab. Kulturen von dem normalerweise blutroten *Bacillus prodigiosus* werden farblos, wenn man sie bei 30° C hält, gedeihen dabei aber doch vorzüglich. Tochterkulturen von solchen farblos modifizierten Kulturen, die man bei Zimmertemperatur hält, werden wieder rot.

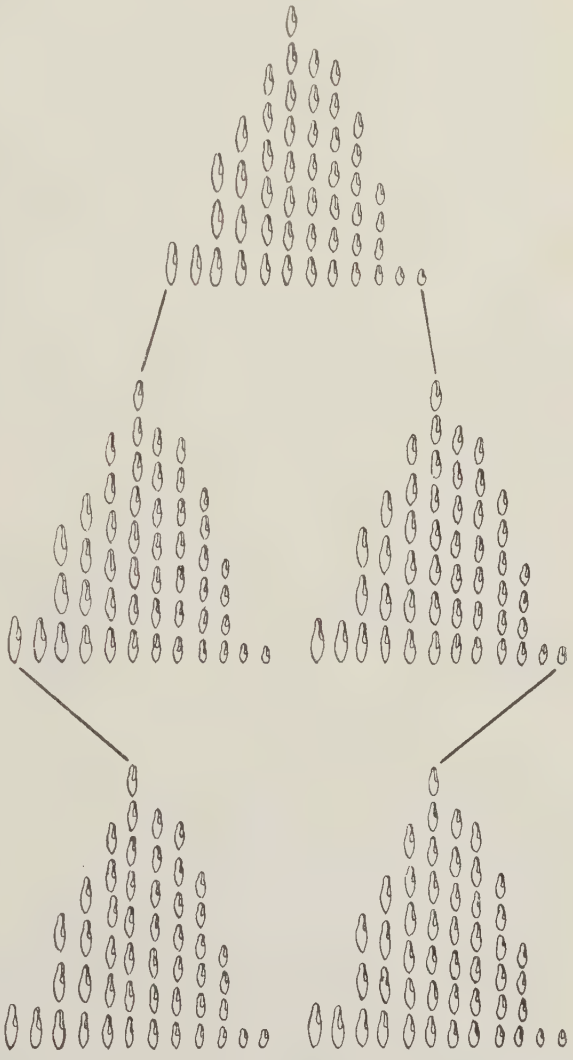
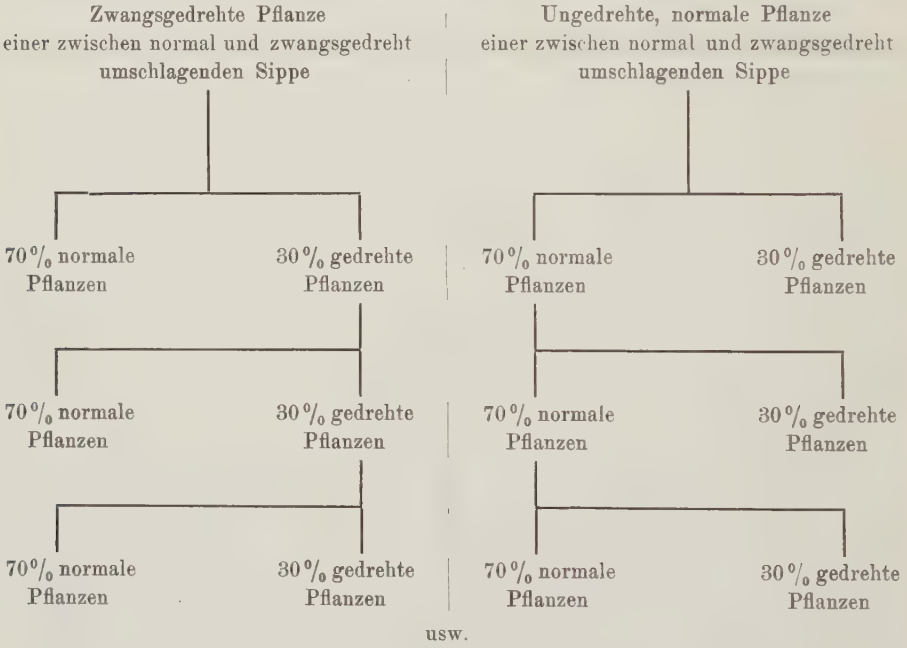


Fig. 17. Schematische Darstellung eines Selektionsversuches innerhalb eines Klons von *Paramaecium*. Das größte sowohl wie das kleinste Individuum der Ausgangskultur geben die gleiche Nachkommenschaft. Die gleich großen Individuen sind innerhalb jeder Kultur übereinander gezeichnet zur Darstellung der Häufigkeit der einzelnen Größenklassen.

Analog den Befunden an niederen, einzelligen Organismen sind die Befunde an vielzelligen Pflanzen und Tieren.

Zunächst sei das an einem Versuch demonstriert, den H. DE VRIES mit einer zwischen zwei Modifikationen umschlagenden Sippe, *Dipsacus silvestris tortus* (vergl. S. 30) angestellt hat.

Wenn man aus einer einheitlichen Sippe, welche unter bestimmten Kulturbedingungen etwa 30 % Individuen mit Zwangsdrehung ergibt, die Samen von der am stärksten zwangsgedrehten Pflanze erntet, so hat das keine Änderung der durchschnittlichen Beschaffenheit der nächsten Generation zur Folge, man bekommt wieder — gleiche Kulturbedingungen vorausgesetzt — etwa 30 % zwangsgedrehte Pflanzen. Das gleiche Resultat erhält man, wenn man die Samen von einem ungedrehten Individuum dieser Sippe entnimmt. In Form eines Stammbaumes läßt sich dieser Selektionsversuch folgendermaßen darstellen:



Besonders instruktiv sind aber die grundlegenden Versuche von JOHANNSEN über die Vererbung der Größe der Bohnen.

Untersucht man eine große Zahl Bohnen, die alle zur gleichen reinen Linie gehören (vgl. S. 22), so findet man beträchtliche individuelle Unterschiede. Eine solche von JOHANNSEN untersuchte reine Linie ergab die nachstehende Kurve der Bohnengewichte (Tab. IV). Greift man nun eine ganz besonders schwere (86—90 cgr) und eine besonders leichte Bohne (36—40 cgr) heraus und zieht von beiden die Nachkommenschaft

getrennt, aber unter den gleichen Kulturbedingungen, so wird kein Unterschied zwischen den beiden Nachkommenschaften erkennbar, ganz analog wie in dem in Fig. 17 dargestellten *Paramaecium*-Versuch.

Tabelle IV

es sind schwer in cgr	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	61-65	66-70	71-75	76-80	81-85	86-90
Bohnen	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2

In sehr großem Umfang sind entsprechende Selektionsversuche mit genau dem gleichen negativen Resultat in der Pflanzenzuchtanstalt Svalöf in Schweden angestellt worden. Versuche mit reinen Sippen von Weizen, von Hafer und von Gerste ergaben auch hier, daß die charakteristische Modifizierbarkeit einer Sippe nicht durch eine Modifikation eines Individuums geändert wird.

Mit höheren Pflanzen sind solche Versuche auch lange Jahre hindurch fortgesetzt worden. JOHANNSEN selbst hat aus einer reinen Linie von Bohnen über 10 Jahre lang immer nur die größten Bohnen zur Weiterzucht verwendet, ohne daß die Modifizierbarkeit der betreffenden reinen Linie dadurch verändert worden wäre, er hat also nicht etwa eine im Durchschnitt größere Bohnensorte auf diese Weise erhalten können. Sehr wichtige Arbeiten hierüber verdanken wir ferner C. FRUWIRTH.

Ich selbst habe bei Löwenmäulchen ebenfalls mehr als 12 Jahre hindurch sehr viele entsprechende Versuche durchgeführt. Z. B. habe ich eine Sippe mit einem leichten rosafarbigen Anflug auf der Außenseite der Blüte. Diese Sippe blüt bei Kultur in einem etwas schattigen Gewächshaus rein blaßgelblich, die rosa Farbe kommt nur in vollem Lichte gut zur Ausbildung, ist also stark modifizierbar. Obwohl ich diese Sippe jetzt über 12 Generationen lang immer nur aus solchen Gewächshauspflanzen weitergezogen habe, ist ihre Färbung ganz unverändert, im hellen Licht erwachsene Pflanzen sind noch genau ebenso rosafarbig, wie vor 12 Jahren, Schattenexemplare zeigen keine Spur von Rot.

Noch viel länger sind solche Selektionsversuche mit reinen Linien von Weizen in der Saatzüchterei von VILMORIN-ANDRIEUX in Paris ausgeführt worden.

Im Jahre 1840 legte LOUIS DE VILMORIN eine Sammlung von verschiedenen reinen Linien von Weizen an. Von jeder von den reinen Linien bewahrte er sich einige trockene Ähren auf und diese Ähren sind heute noch erhalten. Die betreffenden Linien wurden in der Saatzüchterei seither weiter gezogen und dabei wurde innerhalb jeder Linie

eine strenge Selektion getrieben. Trotzdem ist heute, nach mehr als einem halben Jahrhundert, der Charakter dieser Linien nicht in der Selektionsrichtung verändert. In Fig. 18 sind eine Anzahl der alten getrockneten Ähren und daneben jeweils eine Ähre der gleichen Linie aus der Ernte des Jahres 1911 abgebildet. Obwohl z. B. in den dichtährigen Linien immer nur die Individuen zur Weiterzucht verwendet wurden, welche besonders dichtährig modifiziert waren, sind diese Linien heute nicht im mindesten dichtähriger als vor 60 Jahren. Versuche über Selektionswirkungen innerhalb von Klonen höherer Pflanzen — Kartoffeln, Küchenzwiebeln — haben E. M. East, P. Vogler u. a. ausgeführt stets mit dem gleichen Resultat. Es war z. B. nicht möglich, durch Selektion der jeweils stickstoffreichsten Kartoffelknollen, die alle zum gleichen Klon gehörten, den durchschnittlichen Stickstoffgehalt der Nachkommenschaft zu erhöhen.

Genau zu dem gleichen Ergebnis führten Versuche mit Tieren. Ein besonders geeignetes Objekt stellen z. B. die Blattläuse dar, bei denen sich normalerweise viele Spezies den ganzen Sommer über parthenogenetisch fortpflanzen. Man erhält bei diesen Tieren als Nachkommenschaft eines Ausgangstieres einen erblich einheitlichen Klon (vergl. S. 22). Innerhalb von solchen Blattlausklonen (*Aphis avenae*) hat Ewing eine lange Reihe von Generationen hindurch extrem modifizierte Tiere selektioniert, ohne daß dadurch eine Veränderung des Klones erfolgte.

Mit höheren Tieren ist es sehr viel schwieriger, ähnliche Versuche durchzuführen, weil es hier kaum möglich ist, ein vergleichbares, erblich einheitliches Ausgangsmaterial zu beschaffen.

Ganz ausgezeichnete Untersuchungen dieser Art verdanken wir dem amerikanischen Zoologen R. Pearl, der besonders mit Hühnerrassen (Vererbung der Fruchtbarkeit u. ä.) experimentiert hat. Analoge sehr sorgfältige Versuche mit kleinen Krebs'chen, Daphnien, hat Woltereck ausgeführt. Wir werden auf diese Wolterecksschen Versuche nachher in einem andern Abschnitt noch zurückkommen.

Man hat diese Frage, ob Modifikationen vererbt werden können, auch noch von einer ganz andern Seite her angefaßt: Man hat Ovarien (Eierstöcke) einer bestimmten Rasse in Individuen einer andern Rasse überpflanzt, und dabei zeigt sich in allen einwandfreien Versuchen, daß die Geschlechtszellen stets rein und treu die Eigenschaften ihrer Ausgangsrasse weiter vererben. Sehr schöne Versuche dieser Art mit dem Schwammspinner (*Ocneria*) verdanken wir z. B. Klatt.

Zu dem gleichen Schlusse, daß Modifikationen nicht erblich sind, führt auch das Studium der später in Vorlesung XIV noch näher zu besprechenden pflanzlichen Chimären.

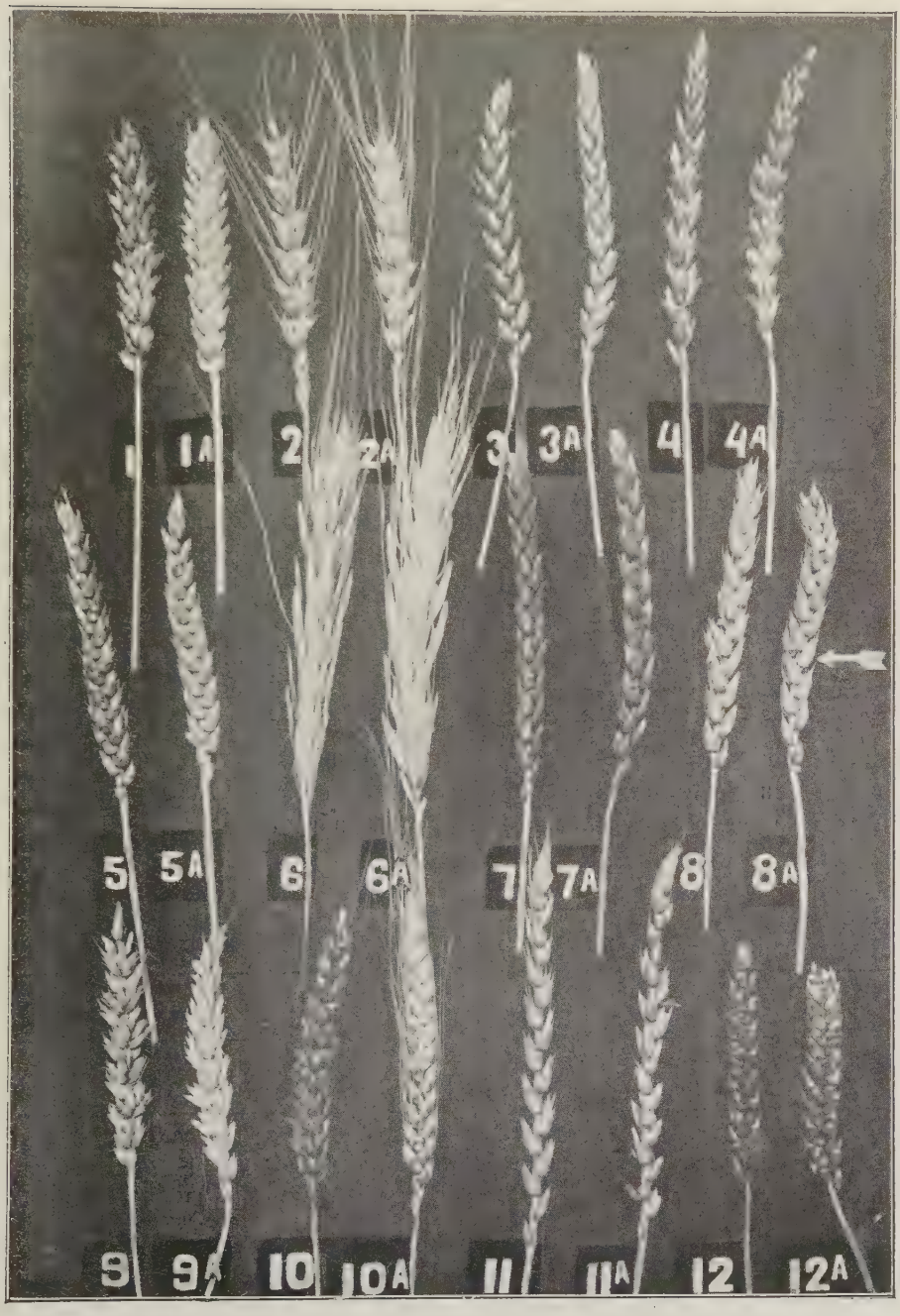


Fig. 18. Eine Anzahl Ähren verschiedener reiner Linien von Weizen. Jeweils links eine Ähre aus dem Jahre 1840 und rechts (A) eine Ähre der gleichen Linie aus dem Jahre 1911 (nach A. L. u. A. C. HAGEDOORN).

Mit den Endergebnissen aller dieser Versuche von JOHANNSEN, NILSSON-EHLE, EAST, SHULL und zahlreichen andern Botanikern, von JENNINGS, TOWER, PEARL und WOLTERECK stehen nun die Versuchsergebnisse von anderen Zoologen und Botanikern im Widerspruch. Versuche nämlich, die zu beweisen scheinen, daß derartige Modifikationen doch vererbt werden. Eine sehr ausführliche Zusammenstellung von Arbeiten dieser Art finden Sie in einer Abhandlung von SEMON: Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften".

Bei einer kritischen Prüfung aller dieser Beobachtungen ergibt sich aber, daß dabei Fehler im Versuch oder in der Schlußfolgerung untergelaufen sind. Die wichtigsten Fehler, die sonderbarerweise immer wieder gemacht werden, wollen wir an der Hand einiger Beispiele besprechen:

Der häufigste Fehler ist der, daß das Ausgangsmaterial nicht erblich einheitlich ist, und gerade die Versuche aus früherer Zeit haben alle diese Fehlerquelle nicht beachtet. Es ist eines der größten Verdienste von JOHANNSEN, diese Fehlerquelle aufgedeckt zu haben.

Ich will hier einmal historisch vorgehen und Ihnen zeigen, wie man vor JOHANNSEN experimentierte und in welcher Weise man seine Schlüsse zog, und ich will dann zeigen, wo die Fehler stecken. Wir wollen einen Versuch besprechen, wie er oft angestellt worden ist. Wir gehen etwa aus von einem Stück Gartenland, das mit einem Bestand, wir wollen einmal sagen einer „Population" von Bohnen einer bestimmten Sorte, etwa Prinzeßbohnen, bepflanzt ist. Von diesem Lande ernten wir ein großes Quantum Bohnen, etwa 2612 Stück und stellen empirisch die Variationskurve fest. Wir finden z. B. folgende Zahlen:

Tabelle V

Gewichte der Bohnen in cg	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
Zahl der Bohnen mit diesen Gewichten	4	27	65	179	364	**587**	533	418	260	132	52	24	9	2	

Es sind also die kleinsten Bohnen zwischen 20 und 25 cg schwer, die größten zwischen 85 und 90 cg. Der Gipfel der Variationskurve fällt auf die Gewichtsklasse 45—50 cg.

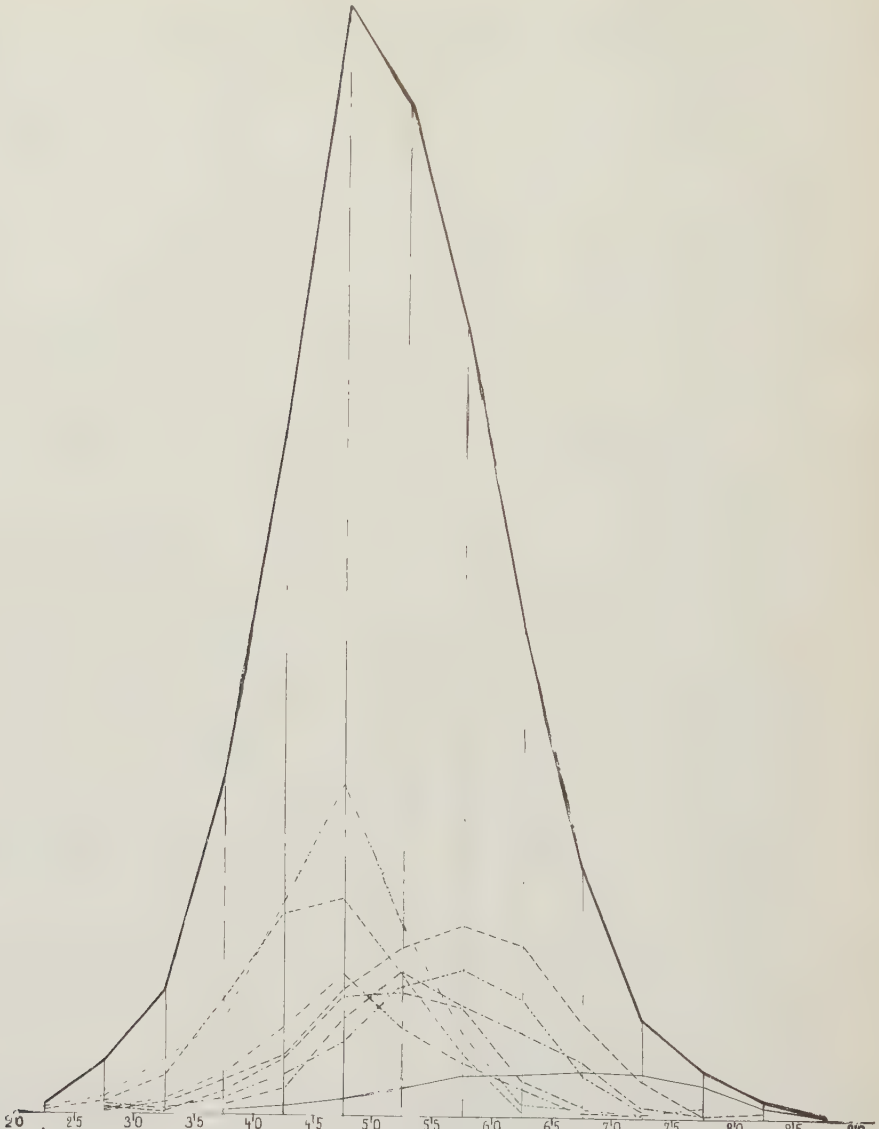
Wenn wir nun eine ganz besonders große Bohne X von etwas über **85** cg auswählen und ebenso eine ganz besonders kleine Bohne Y von etwa **20—25** cg und zur Weiterzucht verwenden, so werden wir finden, daß die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der großen Bohne X erwachsen ist, und die Bohnen der Bohnenpflanze, die aus der kleinen

Bohne Y erwachsen ist, ganz verschieden groß sind. Die große Bohne X gibt etwa eine Nachkommenschaft, die zwischen **40** und **90** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **60—65** cg; die kleine Bohne Y dagegen gibt eine Nachkommenschaft, die zwischen **20** und **65** cg variiert mit dem Gipfel der Kurve bei **45—50** cg. D. h. also: die Nachkommen der großen Bohne sind im Durchschnitt größer als die Nachkommen der kleinen Bohne. Dabei ist aber der Durchschnitt der Nachkommen der großen Bohne kleiner, als die große Bohne X selbst war, und andererseits ist der Durchschnitt der Nachkommen der kleinen Bohne größer, als die kleine Bohne Y war. Man bezeichnet diese Erscheinung, daß der Durchschnitt der Nachkommenschaft derartiger extremer Varianten etwas aus dem Mittel der ursprünglichen Population genähert ist, als **GALTONsche Regression.**

Aus derartigen Beobachtungen hat man früher nun einen völlig falschen Schluß gezogen. Ich will Ihnen den Schluß hier ganz ausführlich wiederholen: „Die Bohnengröße der Ausgangspopulationen variiert unter dem Einfluß der verschiedenen Außenbedingungen in einer ganz charakteristischen Kurve. Selektion von extremen Varianten ergibt eine Verschiebung des Durchschnittes in der Richtung der ausgewählten Variante. Diese Variationen sind demnach erblich und man kann durch konsequente Selektion großer Bohnen die Durchschnittsgröße der Bohnen einer bestimmten Rasse vergrößern." **Dieser Schluß ist aber absolut falsch.** Wo der Fehler steckt, hat JOHANNSEN gezeigt. Des Rätsels Lösung ist, daß eine scheinbar ganz einheitliche Bohnensorte, etwa die Sorte „braune Prinzeßbohne" in Wirklichkeit **nichts Einheitliches** ist, sondern nur ein **Gemenge von sehr zahlreichen verschiedenen reinen Linien,** deren jede eine etwas andere Kurve zeigt[1]).

Wenn wir von einem beliebigen Quantum brauner Prinzeßbohnen, das wir etwa beim Samenhändler gekauft haben, eine Anzahl Bohnen herausgreifen, jede für sich pflanzen und die Bohnen jeder dieser Bohnenpflanzen getrennt ernten, so gibt fast jede Pflanze eine Ernte mit einer **anderen** Kurve, und man erhält so eine große Zahl reiner Linien, deren jede eine für sie charakteristische Kurve aufweist. JOHANNSEN hat eine große Zahl derartiger reiner Linien isoliert und näher untersucht. Die Kurven verschiedener solcher Linien, die alle mit Buchstaben bezeichnet sind — A—K — sind in Fig. 19 abgebildet.

[1]) Eine gewisse, je nach dem Standort, der Witterung usw. verschieden große, Zahl der Bohnen einer Bohnenpflanze entsteht aus Fremdbefruchtung. Derartige Bohnen lassen weiterhin keine reine Linien aus sich hervorgehen, sondern ergeben aufspaltende Populationen. Über den Gang der Vererbung in diesen Bastardpopulationen werden wir erst später näheres hören. Die Versuche, die uns hier interessieren, beziehen sich alle nur auf reine Linien.



Gewichte in cg Kurve d. Gesamtmaterials	2'0	2'5	3'0	3'5	4'0	4'5	5'0	5'5	6'0	6'5	7'0	7'5	8'0	8'5	9'0
	4	*27*	*65*	*179*	*364*	*587*	*533*	*418*	*260*	*132*	*52*	*24*	*9*	*2*	
Linie A	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	
„ B	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—	
„ C	—	—	—	5	14	50	76	53	44	29	5	1	—	—	
„ D	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—	
„ E	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	
„ F	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—	
„ G	·3	9	28	51	111	174	101	44	5	—	1	5	—	—	
„ H	·1	6	20	60	106	114	75	32	3	—	—	—	—	—	

Fig. 19.

Wir wollen nun einmal folgenden Versuch machen. Wir wollen alle Bohnen dieser verschiedenen Linien, also alle Bohnen der Linie A, alle Bohnen der Linie B usw. durcheinander in einen Sack schütten, also künstlich — „synthetisch" — wieder eine „Population" herstellen und diese Population statistisch untersuchen. Das Resultat ist in Fig. 19 dargestellt. Diese künstliche Population zeigt ebenfalls eine ganz normale Kurve, aber diese Kurve ist trotzdem in Wirklichkeit eine Summationskurve der Einzelkurven der verschiedenen Linien; anzusehen ist ihr das aber nicht. Was tun wir nun, wenn wir aus dieser Population eine sehr große Bohne, etwa eine Bohne von 85—90 cg auswählen und weiter ziehen? Die Antwort gibt ein Blick auf die Fig. 19: Alle Bohnen mit einem Gewicht von 85—90 cg gehören der Linie A an. Wenn wir eine Bohne von diesem Gewicht auswählen, so wählen wir damit auch unbewußt die reine Linie A aus und die Deszendenz der ausgewählten Bohne muß natürlich die Kurve dieser Linie A ergeben!

Das heißt also, wenn die Selektion aus einer Population einen Erfolg hat, eine Verschiebung der Durchschnittsgröße in der Richtung der selektierten Variante ergibt, so rührt dies nur daher, daß wir unbewußt aus der Population, die aus sehr vielen Linien besteht, durch das herausgegriffene Individuum eine **Linie** ausgewählt, haben, deren Durchschnittsgröße und Kurvenform von der Durchschnittsgröße und Kurvenform der Ausgangspopulation ja sehr verschieden sein kann. Haben wir aber erst einmal eine reine Linie isoliert, dann hat eine weitere Selektion keinen Erfolg mehr.

Also der Schluß, daß die Selektion von Modifikationen einen Erfolg habe, und weiterhin, daß diese Modifikationen erblich seien, ist falsch.

Man hat eben vor den grundlegenden Versuchen JOHANNSENS nicht genügend beachtet, wie ungemein kompliziert auch noch die „Unterarten" und „Rassen" zusammengesetzt sind. Daß unsere „Spezies" nur Sammelnamen sind für eine große Zahl von Elementararten, das wußten wir schon seit JORDANS Untersuchungen über *Draba verna*, das Hungerblümchen, von dem sich hunderte von deutlich verschiedenen Rassen unterscheiden lassen. Man hat aber noch nicht gewußt, daß diese kleinsten „Elementararten" selber noch zusammengesetzt sind aus noch kleineren Einheiten, die morphologisch nicht ohne weiteres unterscheidbar sind, die aber trotzdem ihre Unterschiede vererben. Heute wissen wir, daß eine LINNÉsche Spezies, wie z. B. *Phaseolus vulgaris*, die Buschbohne zunächst einmal nur ein Sammelname ist für einige Hundert auch ohne näheres Studium morphologisch leicht unterscheidbare Rassen, welche die Gärtner ja schon unterscheiden und mit eigenen

Namen wie Prinzeßbohne, Wachsschwert, schwarze Neger usw. bezeichnen. Wir wissen aber ferner jetzt, daß diese Rassen selber noch zusammengesetzt sind aus einer sehr großen Anzahl einzelner Linien.

Diese Zusammensetzung einer Rasse aus Linien konnte freilich erst durch sorgfältige Vererbungsversuche erkannt werden, weil die äußeren sichtbaren Eigenschaften der verschiedenen Linien einer Rasse „transgredierend fluktuieren". Was man darunter versteht, ist an der Hand der Fig. 19 leicht auseinanderzusetzen. Charakteristisch für die dort dargestellte Linie A ist es, daß unter bestimmten Kulturbedingungen ihre kleinsten Bohnen etwa 35—40 cg, ihre größten etwa 85—90 cg schwer sind, und daß das mittlere Gewicht der Bohnen etwa 60—75 cg beträgt. Für die Linie H dagegen ist charakteristisch, daß bei ihr unter diesen gleichen Kulturbedingungen die kleinsten Bohnen 20—25 cg, die größten 60—65 cg schwer sind, während das Durchschnittsgewicht 40—50 cg beträgt. Die beiden Modifikationskurven greifen also übereinander, „transgredieren". Die Folge ist natürlich, daß, wenn Bohnen dieser beiden Linien durcheinandergeschüttelt worden sind, man sie nicht auseinanderkennen kann! Bohnen von 35 cg bis 65 cg können ebenso gut Individuen der Linie H wie Individuen der Linie A sein. Ansehen kann man ihnen dies nicht, das kann erst durch Vererbungsversuche festgestellt werden.

Was hier für die Bohnengröße demonstriert ist, gilt ebenso gut auch für andere äußerlich sichtbare Merkmale, z. B. gibt es von den früher schon genannten Primeln *Primula sinensis* eine Menge mehr oder weniger dunkel rot gefärbter Rassen. Bei jeder Rasse wird die rote Färbung stark modifiziert durch Außeneinflüsse. Ein blaßrot blühendes Individuum von einer bestimmten Intensität der Färbung, das wir aus einem großen Beet herausgreifen, kann also ebenso gut ein durch eine bestimmte Bedingungskonstellation dunkel modifiziertes Individuum einer sonst im Mittel viel heller blühenden Linie sein, wie ein hell modifiziertes einer im Durchschnitt dunkleren Linie. Also nicht bloß Gewichte, sondern überhaupt fast alle Außenmerkmale der kleinsten elementaren systematischen Einheiten sind transgredierend modifizierbar. Das müssen wir stets im Auge behalten.

Sehr schön ist das auch an *Paramaecium* zu zeigen. Fig. 20 stellt nach Jennings nebeneinander 8 Klone dar. Ein Blick auf diese Figur zeigt, daß, wenn man diese 8 Klone nicht jeden für sich in einem eigenen Glas kultiviert, sondern durcheinander in einem gemeinsamen Gefäß, es unmöglich ist zu sagen, zu welchem von den erblich sehr deutlich verschiedenen Klonen ein Individuum gehört.

Dieser Fehler — nicht einheitliches Ausgangsmaterial — macht die so viel zitierten Versuche von SCHÜBELER mit Weizen völlig wertlos, durch die bewiesen sein soll, daß Weizen, der in Norwegen — der langen Sommertage wegen — rascher reif wird als bei uns, diese Modifikation der Reifezeit vererbe. Von SCHÜBELER wird angegeben, daß Weizenrassen, die in Deutschland eine ungefähre Reifezeit von 100 Tagen (Keimung — Samenreife) zeigen, bei Kultur in Norwegen eine kürzere Reifezeit aufweisen und diese dann auch beibehalten, wenn man sie nach Deutschland zurückbringt. Z. B. reifte eine Weizenrasse in Deutschland in 100 Tagen, in Christiania in etwa 75 Tagen, und wenn man Samen der einige Generationen in Norwegen gebauten Rasse dann nach Deutschland zurückbrachte, reiften die daraus erwachsenen Pflanzen auch in Deutschland schon in 80 Tagen. Die Versuche sind mangelhaft in vieler Hinsicht, wie besonders WILLE gezeigt hat, aber vor allem hat SCHÜBELER nicht mit reinem Material gearbeitet. Es ist leicht, aus einer gewöhnlichen Landweizensorte, die eine durchschnittliche Reifezeit von etwa 100 Tagen hat, eine ganze Anzahl von verschiedenen „Linien“ zu isolieren, die sehr ungleiche Reifezeit haben. Die ganze Veränderung der Reifezeit in den SCHÜBELERschen Versuchen kann also einfach auf einer unbeabsichtigten Selektion von raschreifenden Sippen aus dem ursprünglichen Gemische, der „Population“, beruht haben, denn langsam reifende Sippen werden in dem kurzen norwegischen Sommer nicht ausreifen und folglich sich nicht fortpflanzen. Irgend welchen Wert hätten derartige Versuche nur, wenn sie mit wirklich reinem einheitlichen Ausgangsmaterial angestellt würden.

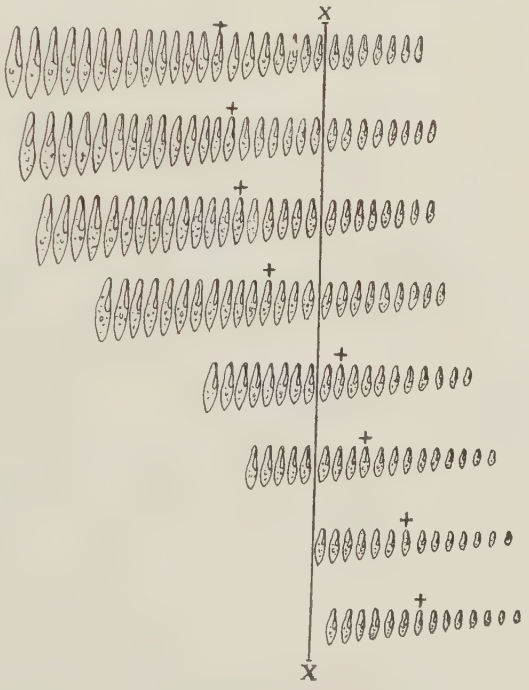


Fig. 20. 8 verschiedene Klone von *Paramaecium*. Die Linie X—X bezeichnet das Mittel der Größe aller 8 Klone. Durch + ist für jeden einzelnen Klon die mittlere Größe markiert (nach JENNINGS).

Diese gleiche Fehlerquelle ist auch in den Versuchen Blaringhems mit Mais nicht vermieden.

Blaringhem fand, daß, wenn man in einem Maisbestand eine Anzahl Maispflanzen abschneidet oder sonst stark verletzt und sie so zwingt, Seitentriebe als Ersatz auszubilden, daß dann an manchen Pflanzen Mißbildungen an diesen Ersatztrieben auftreten. Weiterhin konnte Blaringhem auch zeigen, daß in der Nachkommenschaft von Samen von solchen mißbildeten Zweigen ein auffällig hoher Prozentsatz von Pflanzen schon spontan, d. h. ohne selbst verletzt zu sein, Mißbildungen aufweist.

Das sieht ganz so aus, als ob eine Vererbung der Modifikationen (der durch die Verletzung hervorgerufenen Mißbildung) stattgefunden hätte, dennoch ist der Schluß nicht zulässig. In jedem Maisfeld stecken sehr viele verschiedene „Linien", die noch dazu bunt durcheinander gekreuzt sind, es sind unter hunderten von Pflanzen keine zwei einander erblich gleich, das werden wir später noch bei Besprechung der Bastardierungsgesetze kennen lernen. Diese erblich verschiedenen Individuen neigen schon von vornherein sehr verschieden stark zu Ausbildung von Mißbildungen. Wenn nun Blaringhem findet, daß Pflanzen, die auf Verletzung besonders stark durch Ausbildung von Anomalien reagiert haben, auch in der Nachkommenschaft besonders viele Mißbildungen aufweisen, so sagt das nur, daß die Neigung zur Ausbildung von Anomalien, welche die Mutterpflanze schon hatte, auch vererbt wird. Es wird also nicht eine neu auftretende Modifikation (die Anomalie) vererbt, sondern die schon vor der Verletzung vorhandene und nur erst durch sie erkennbar gewordene Neigung zur Bildung von Anomalien.

Auch bei Protozoen hat man vielfach Beobachtungen gemacht, die als Vererbung von Modifikationen gedeutet werden. Man hat z. B. gefunden, daß in mit Chinin behandelten Menschen Rassen von Malaria-Plasmodien entstehen, welche besonders widerstandsfähig gegen Chinin sind. Auch hier liegt es natürlich viel näher, anzunehmen, daß die einzelnen Rassen von Malaria-Plasmodien ungleich widerstandsfähig gegen Chinin sind und daß durch die Chininbehandlung eines mit Malaria infizierten Menschen nun einfach eine schon vorher existierende sehr widerstandsfähige Rasse reingezüchtet wird.

Eine Menge von Angaben gibt es ferner, die besagen, daß Rassen von Pilzen und Bakterien sich an bestimmte Gifte gewöhnen und ihre Widerstandsfähigkeit dann auch auf ihre Nachkommen vererben können. Auch hier ist meistens nicht mit wirklich reinem Ausgangsmaterial gearbeitet worden, es kann sich immer um eine Selektion von schon existierenden Sippen gehandelt haben, die eine Vererbung von Modi-

fikationen vortäuscht. Daß hierbei auch „Nachwirkungen“ eine große Rolle spielen können, werden wir in der nächsten Vorlesung noch hören.

So hatten, um einen besonders viel genannten Versuch zu nennen, ENGELMANN und GAIDUKOW gefunden, daß *Oscillaria*-Kulturen in farbigem Lichte im allgemeinen eine Komplementär-Färbung zu dem gerade verwendeten Licht annehmen, und daß sie diese neue Farbe bei Kultur in weißem Lichte dann beibehalten. Eine Nachuntersuchung durch SCHINDLER, die mit Reinkulturen einer *Oscillaria*-Sippe angestellt worden sind, hat aber ein völlig anderes Ergebnis. Zunächst ist von dem regelmäßigen Auftreten einer Komplementärfarbe nicht die Rede, und eine Vererbung von den durch Licht- und andere Einflüsse erzielten Farbänderungen findet nicht statt. Dabei haben gerade diese ENGELMANN-GAIDUKOWschen Versuche lange Zeit in der Literatur eine große Rolle als Beweise für die „Vererbung erworbener Eigenschaften“ gespielt!

In analoger Weise hat erblich nicht einheitliches Ausgangsmaterial sehr viele andere Fehlschlüsse verursacht. Die zitierten Beispiele genügen aber wohl, um diese Fehlerquelle zu kennzeichnen.

Vorlesung IV

Die Erblichkeit der Modifikationen II

Wohl ebenso viel Unheil wie durch unreines, d. h. erblich nicht einheitliches Ausgangsmaterial ist in Versuchen über die „Erblichkeit“ von Modifikationen durch eine zweite Fehlerquelle angerichtet worden.

Es ist sehr oft übersehen worden, daß aus verschiedenen Ursachen eine Modifikation auch noch eine, in manchen Fällen auch noch einige Generationen „nachwirken“ kann. Woran das liegt, sei an einigen Beispielen gezeigt.

Sehr durchsichtige Fälle von Nachwirkungen hat JENNINGS bei seinen *Paramaecium*-Versuchen beobachtet. Er fand unter anderem in seinen Kulturen ein Individuum, das, wie in Fig. 21 dargestellt, einen eigentümlichen hornförmigen Fortsatz aufwies. Bei der Teilung dieses Individuums erhielt nur die eine Tochterzelle dieses Horn, die andere war völlig normal und hatte auch weiterhin eine völlig normale hornlose Nachkommenschaft. Die andere Tochterzelle, die das Horn mitbekommen hatte, fing an, es zurückzubilden, aber auch als sie schon zur nächsten Teilung schritt, war das Horn noch vorhanden, und erst nach fünf Teilungen war es zurückgebildet. Wir haben hier also den

Fall, daß eine Modifikation — das Horn — die aus nicht näher bekannten Ursachen (Verletzung oder ähnliches) entstanden war, unter veränderten (d. h. hier wieder normalen) Kulturbedingungen wieder verschwand, aber die Zellteilungsfolge ist hier so rasch, daß bis zur völligen Ausgleichung der Modifikation bereits fünf Teilungen erfolgt

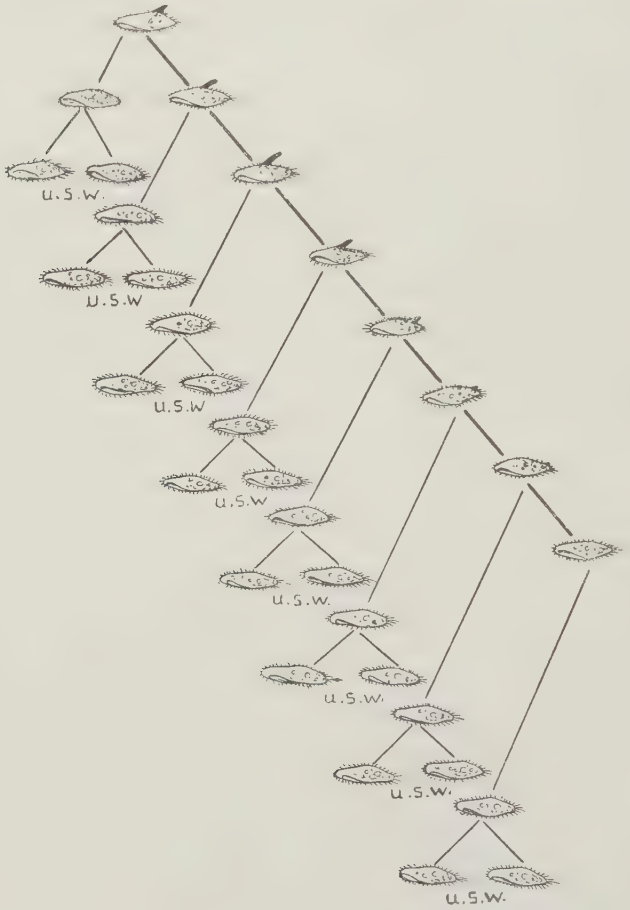


Fig. 21 (nach JENNINGS, schematisiert). Deszendenz eines eigentümlich „gehörnten" Individuums. Das als eine Modifizierung aufzufassende Horn geht immer auf die eine von den beiden Tochterzellen über und verschwindet erst in der 5. Generation.

sind. Selbstverständlich ist eine solche „Nachwirkung" einer Modifikation auf einige weitere Generationen keine Vererbung in unserem Sinne. In anderen Fällen geht die Rückbildung einer solchen lokalen Mißbildung noch langsamer vor sich. JENNINGS konnte einmal ein ähnliches Horn, das auch immer nur der einen Zellhälfte mitgegeben wurde, durch 22 Teilungen hindurch verfolgen.

Eine im wesentlichen analoge Nachwirkung einer Modifikation, aber keine Vererbung, ist leicht bei *Bacillus prodigiosus* zu beobachten.

Kultiviert man diesen Spaltpilz auf einem reichlich stärkehaltigen Substrat — etwa auf Brot oder auf Kartoffelscheiben — bei Zimmertemperatur, so bildet er einen dunkelblutroten Farbstoff. Kulturen dagegen, die bei 30—35° C gehalten werden, wachsen weiß. Bringt man eine solche farblose Wärmekultur in Zimmertemperatur, so fangen die Bazillen nicht sofort mit der Produktion der roten Farbe an, sondern es vergehen Stunden, oft sogar Tage. Nach dieser Zeit, während welcher aber bereits sehr zahlreiche Zellteilungen erfolgt sind, tritt erst die Farbstoffbildung auf. Also auch hier dauert es mehrere Generationen, ehe die bei der hohen Temperatur unterdrückte Farbstoffbildung wieder voll in Gang kommt.

Eine jede Modifikation braucht eben eine gewisse Zeit und diese Zeit kann länger sein, als die Dauer einer Generation, besonders gilt das für die sich so rasch vermehrenden niedersten Organismen.

Eine Nachwirkung kann aber auch bei höheren Organismen vorkommen.

Man kann eine Bohnenpflanze halb verhungern und vertrocknen lassen, so daß sie gerade eben noch einige runzelige und kleine Samen entwickelt. Die Samen werden dann Keimpflanzen geben, die in der ersten Zeit ihrer Entwicklung, wo sie nur von den von der Mutter mitbekommenen Vorräten leben, sehr schlecht ernährt sind, sie entwickeln sich infolgedessen zu deutlich schwächlicheren Bohnenpflanzen als die unter sonst gleichen Verhältnissen großgezogenen Nachkommen einer nicht mißhandelten Pflanze der gleichen Linie. Daß hier keine „Vererbung der individuellen Modifikation“ der Mutterpflanze vorliegt, ist klar, es haben nur die gleichen ungünstigen Ernährungsverhältnisse, welche die Mutter schon beeinflußt haben, auch noch auf deren Kinder in ihrem ersten Entwicklungsstadium eingewirkt. Eine Generation später ist bei den Bohnen die Nachwirkung ausgeglichen.

Ganz lehrreiche ähnliche Versuche kann man mit Radieschen *Raphanus sativus* anstellen. Junge Radieschenpflanzen, die schlecht ernährt werden — durch zu engen Stand, Wassermangel und ähnliches — bilden keine Radieschen aus, sondern schießen frühzeitig in Blüte.

Läßt man eine solche frühaufgeschossene Radieschenpflanze auch noch während der Blüte und der Samenreife stark hungern, so daß sie nur gerade eben noch einige kümmerliche nährstoffarme Samen entwickeln kann, so bekommt man aus diesen Samen zu einem großen Teil Pflanzen, die gleich aufschießen, auch wenn man die Keimlinge nicht besonders schlecht behandelt. Der Zusammenhang ist aber auch hier völlig klar. Diese Pflanzen leiden in ihrem ersten Entwicklungsstadium

Hunger wegen des fast völligen Fehlens von Reservestoffen, trotz guter Behandlung und schreiten deshalb bald zur Blüte, die schlechte Ernährung der Mutter hat eben auch hier noch die Kinder direkt mit betroffen.

Sehr viel auffälliger sind Nachwirkungen von Modifikationen bei den höheren Tieren. Das ist verständlich, wenn man daran denkt, daß zunächst bei allen lebend gebärenden Tieren die Embryonen einen ganz wesentlichen Teil ihrer Entwicklung und gerade den, in welchem sie ganz besonders stark modifizierbar sind, im Mutterleibe durchlaufen. Ferner aber sind auch ganz offenbar bei den meisten nicht lebend gebärenden Tieren, die Eier zur Zeit der Eiablage quasi „vorgreifend" sehr viel weiter entwickelt, als etwa eine Eizelle der höheren Pflanzen zur Zeit der Befruchtung. Ein tierisches Ei hat vor der Befruchtung schon eine ganze Anzahl von Entwicklungsprozessen eingeleitet, es sind bestimmte „organbildende Substanzen" (RABL), „organbildende Bezirke" im Eiplasma ausgebildet. Also auch wenn die Eier als solche abgelegt werden, und wenn die Embryonalentwicklung außerhalb des Muttertieres verläuft, so ist doch zum mindesten die ganze, bei den meisten Tieren sehr beträchtliche und für die spätere Embryoentwicklung sehr wichtige Reifung und Ausgestaltung des hochorganisierten Eies noch in der Mutter vor sich gegangen, und also unter Umständen auch unter den die Mutter modifizierenden extremen Außenbedingungen. Daß Außenbedingungen, welche die Mutter modifizieren, auch die Kinder noch etwas beeinflussen, ist in solchen Fällen durchaus verständlich.

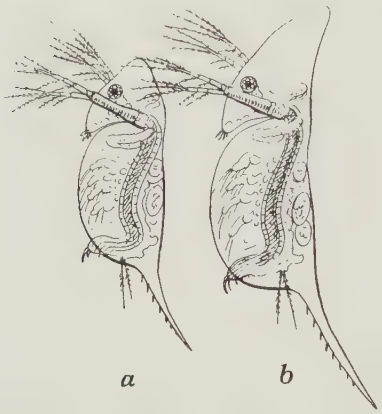


Fig. 22. Zwei ♀ Individuen der gleichen reinen Linie von *Hyalodaphnia cucullata*. a bei minimalen, b bei optimalen Kulturbedingungen [etwas schematisiert nach WOLTERECK].

Sehr deutliche in diesem Sinne zu deutende Nachwirkungen hat R. WOLTERECK an Daphniden beobachtet. Bei diesen kleinen Planktonkrebschen wird die Körperform sehr stark durch die Temperatur, durch die Art der Ernährung u. ä. beeinflußt, besonders leicht modifizierbar ist die Höhe des Kopfes. Fig. 22 stellt zwei Weibchen der gleichen Sippe von *Hyalodaphnia cucullata* dar, von denen das linke (a) aus einer Kultur von 10° C und knapper Nahrung, das rechte (b) aus einer Kultur im warmen Gewächshaus mit reichlicher Ernährung stammt. Dargestellt sind eben ausgeschlüpfte junge Tiere.

Woltereck fand nun, daß auch die Nachkommen von Tieren, die unter ungünstigen Bedingungen gehalten waren, deutlich kurzköpfiger waren als die mit ihnen unter den gleichen Verhältnissen gehaltenen Nachkommen gut behandelter Tiere. Auch die nächste Generation war noch etwas kurzköpfiger, aber in der dritten Generation war die Nachwirkung verschwunden. Das sei an einem der Wolterecksschen Versuche demonstriert: Amputiert man einem Weibchen die eine Antenne, so kann es schlecht schwimmen und leidet deswegen Hunger. Die Eier dieses Weibchens werden entsprechend auch schlecht mit Nährstoffen versehen und die Nachkommen solcher amputierten Weibchen sind deshalb klein und kurzköpfig (Fig. 23, b), auch die nächste Generation — Nachkommen von weiterhin optimal ernährten solchen Kurzköpfen — ist noch etwas kurzköpfig (Fig. 23, c) und erst in der dritten Generation (Fig. 23, d) erhält man wieder normale Tiere.

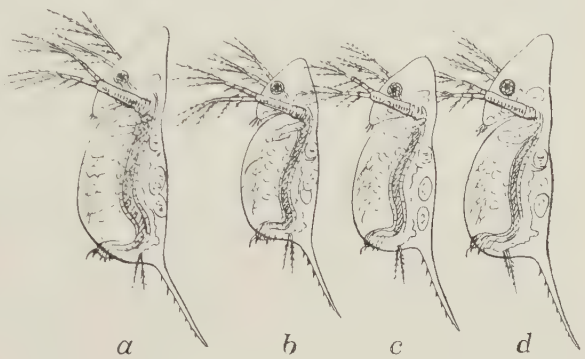


Fig. 23. *Hyalodaphnia cucullata.*
a Typus der Nachkommen unverletzter Weibchen. b Nachkomme (durch parthenogenetische Vermehrung entstanden) eines Weibchens, dem eine Antenne amputiert war und dessen Eier infolgedessen schlecht ernährt wurden. c Nachkomme (wieder parthenogenetisch) eines Tieres wie bei b. d Nachkomme eines wie c. Erst in der dritten Generation ist demnach die Helmhöhe wieder „normal" [etwas schematisiert nach Woltereck].

In dieser Weise sind wohl auch die Beobachtungen zu verstehen, die Sumner bei Modifikationsversuchen mit Mäusen gemacht hat.

Wie schon früher erwähnt, wird die Schwanzlänge der Mäuse unter anderem durch die Außentemperatur beeinflußt. Sumner fand nun folgendes: Wurde eine große Anzahl Mäuse unter durchschnittlich 21° C und eine Anzahl anderer im übrigen gleichartiger Tiere unter durchschnittlich 5° C groß gezogen, so hatten die Wärmemäuse, abgesehen von anderen Unterschieden z. B. auch einen etwas (im Maximum bis zu 30 %) längeren Schwanz als die Kältemäuse.

Weiterhin wurden nun die Nachkommen der Kältemäuse und der Wärmemäuse unter völlig gleichen Außenbedingungen gezogen, und es zeigte sich, daß trotzdem die Nachkommen der Wärmemäuse einen im Durchschnitt etwas längeren Schwanz hatten als die unter den gleichen Bedingungen aufgezogenen Nachkommen der Kältemäuse.

Die trächtigen Weibchen der Wärmemäuse sowohl wie der Kältemäuse wurden dabei warm bezw. kalt gehalten bis wenige Tage vor der Geburt der nächsten Generation. Es hat also diese Generation im Mutterleibe während ihrer Embryonalentwicklung selber noch unter den Bedingungen gestanden, welche die Elterngeneration modifiziert haben.

Man könnte nun vielleicht den Einwand machen, daß von einer direkten Modifikation der im Uterus befindlichen nächsten Generation durch die Temperatur, der die Muttertiere ausgesetzt waren, gar keine Rede sein kann, weil die Mäuse eine von der Außentemperatur unabhängige Eigenwärme haben. Der Einwand ist nicht stichhaltig, denn „direkt" kann die Temperatur die Länge eines tierischen Organs sicher nicht beeinflussen, da liegt vielmehr überall eine lange Kette von Reaktionen dazwischen. Daß auch die Modifikation der Schwanzlänge und die übrigen Modifikationen, welche die Temperatur auslöst, nicht direkt verursacht werden, muß man schon daraus entnehmen, daß überhaupt eine Modifikation der ersten Generation erfolgt, denn diese Tiere haben ja auch ihre selbstregulierte konstante Temperatur, und trotzdem werden sie modifiziert. Wenn also die Wirkung der Temperatur auf die Länge eines Organs sicher nur auf ganz indirektem Wege erfolgt, dann kann natürlich die Endwirkung auf die im Uterus liegenden Embryonen eine ganz analoge sein, wie auf die scheinbar direkt modifizierten Elterntiere[1]).

Genau die gleiche Sachlage haben wir auch bei einer Reihe von anderen ähnlichen Fällen von scheinbarer Vererbung von Modifikationen, z. B. bei den Farbenmodifikationen von Schmetterlingen, welche im Puppenstadium hohen oder niederen Temperaturen ausgesetzt waren, und wo auch vielfach die nächste — selbst im Puppenstadium nicht mehr unter extremen Temperaturbedingungen gezogene — Generation noch eine Nachwirkung der Bedingungen zeigt, welche auf die Eltern eingewirkt haben. Über sehr weitgehende Nachwirkungen in einer großen Zahl von Versuchen hat KAMMERER berichtet. KAMMERER änderte z. B. bei seinen Versuchstieren bestimmte Instinkte und Gewohnheiten und fand, daß die Nachkommen so veränderter Eltern ebenfalls in analoger Weise modifiziert waren, ohne daß die Versuchsbedingungen

[1]) Wie man sich diese indirekte Wirkung vorstellen muß, wissen wir nicht. Z. B. könnte die Sache ja so liegen, daß hohe Außentemperatur einen geringen Verbrauch von Nahrung für die Erzeugung von Eigenwärme bedinge, und daß deshalb mehr Nahrung für das Wachstum bestimmter Organe übrig bliebe. Und ein solches Plus an Nahrung käme natürlich auch den im Uterus befindlichen Föten zugute. Selbstverständlich soll dieses Beispiel nur dazu dienen, die Sache einigermaßen vorstellbar zu machen, in Wirklichkeit wird die Reaktionskette eine sehr viel kompliziertere sein.

fortgedauert hatten. Leider hat KAMMERER über seine Versuche zwar sehr zahlreiche, besonders viele „populäre" Abhandlungen veröffentlicht, aber alle seine Veröffentlichungen, auch die nicht populär gehaltenen Hauptarbeiten, schweigen sich über eine ganze Reihe wichtiger Dinge, vor allem über die Beschaffenheit und Variabilität des Ausgangsmaterials, über die Zahl der Tiere, mit denen die Versuche ausgeführt worden sind, u. ä. völlig aus. Ob ungewöhnlich starke „Nachwirkung vorliegt, ob ganz unreines Ausgangsmaterial und unbewußte Selektion mitgespielt hat, oder welche Fehler sonst mit unterlaufen sind, ist infolge der summarischen Publikationsweise KAMMERERS nicht zu entscheiden. Es wäre dringend erwünscht, daß diese Versuche, die viel Staub aufgewirbelt haben, von anderer Seite in einwandfreier Weise wiederholt würden. Soweit das bisher geschehen ist (z. B. v. HERBST), sind die Befunde KAMMERERS nicht bestätigt worden.

Sehr auffällig sollen nach einer heute ganz allgemein verbreiteten Anschauung Nachwirkungen auch beim Menschen sein. Alkoholismus z. B., d. h. eine chronische Alkoholvergiftung der Eltern soll sehr stark die Beschaffenheit der Kinder beeinflussen. Eine solche Nachwirkung wäre ja nicht unerwartet, aber trotzdem ist ein sicherer Beweis, daß die Nachwirkung des Alkoholismus der Eltern auf die Kinder so sehr groß sei, nicht erbracht. Man vergißt eben sehr häufig, daß Alkoholismus selber schon auf einer „ererbten psychischen Minderwertigkeit" basiert, und solche Eltern vererben dann diese Minderwertigkeit auch weiter. Das ist aber natürlich keine Nachwirkung einer Modifikation. Ferner rührt die Minderwertigkeit der Nachkommen von Potatoren häufig daher, daß eben wegen der Trunksucht der Eltern die Kinder unter sehr schlechten hygienischen und sozialen Verhältnissen sich entwickelt haben.

Daß sehr starke chronische Alkoholvergiftungen der Mutter sowohl wie des Vaters Mißbildungen der Nachkommenschaft bewirken, ist zweifellos. Besonders CH. R. STOCKARD hat hierfür in neuester Zeit sehr interessante Versuche gemacht. Hierbei spielen aber wohl Änderungen des Idioplasmas, d. h. künstlich durch den Alkohol ausgelöste Mutationen eine große Rolle. Wir werden hierauf in der Vorlesung über die Mutationen noch zurückzukommen haben.

Ebenfalls nicht um eine Vererbung, sondern um eine den bisher besprochenen Fällen ähnliche Pseudovererbung handelt es sich, wenn von einem Muttertier die Immunität gegen bestimmte Toxine auch auf die Kinder übergeht. So fand z. B. EHRLICH, daß man Mäuse durch allmähliche Gewöhnung an immer größere Dosen gegen Ricin sehr weitgehend immunisieren kann, das sonst in sehr kleinen Dosen schon rasch tödlich wirkt. Diese Immunität wird nun nach EHRLICHS Versuchen auch von der Mutter auf ihre Kinder übertragen. Kinder einer

immunen Mutter und eines nicht immunen Vaters sind immun, umgekehrt aber, Kinder einer nicht immunen Mutter und eines immunen Vaters sind nicht immun. Also die Übertragung erfolgt nur durch die Mutter. Offenbar beruht hier die „Vererbung" der Immunität einfach darauf, daß die Kinder von der Mutter her einen gewissen Vorrat von Antitoxinen mitbekommen. Diese Immunität ist auch nur von beschränkter Dauer. Von einer Vererbung, so wie wir den Begriff definieren, ist eine derartige Antitoxin-Übertragung ganz prinzipiell verschieden.

Auch bei Pilzen hat man ähnliche Beobachtungen gemacht.

So ist es z. B. eine bekannte Erscheinung, daß manche Schimmelpilze sich an stark konzentrierte Salzlösungen gewöhnen können (Pulst, v. Meyenburg u. a.). Man kann z. B. den gewöhnlichen Pinselschimmel *(Penicillium glaucum)* dazu bringen, daß er auf einer 20%igen Kochsalzlösung, die natürlich nebenbei auch noch die nötigen Nährstoffe enthalten muß, ganz gut wächst. Bringt man *Penicillium* ganz unvermittelt aus einer nur Spuren Kochsalz enthaltenden Nährlösung in eine stark konzentrierte, so wird es dadurch stark geschädigt, unter Umständen sogar getötet. Steigert man aber den Salzgehalt der Nährlösung allmählich, dann erfolgt die Gewöhnung. Nun sind aber auch Sporen von einem *Penicillium*, das an Kochsalz gewöhnt war, noch resistent gegen Kochsalz, sie keimen in einer 20%igen Kochsalzlösung gut aus, was gewöhnliche *Penicillium*-Sporen nicht tun. Es wird also danach anscheinend die erworbene Resistenz gegen Kochsalz vererbt. Hier beruht aber die Gewöhnung sehr wahrscheinlich darauf, daß die erhöhte Konzentration des Salzes in der Nährlösung den Pilz veranlaßt, eine „größere Menge osmotischer Substanz zu erzeugen, und zwar so, daß die Zelle das Übergewicht behält" (Detto). Ferner aber ist es sehr wahrscheinlich, um mit demselben Autor zu sprechen, „daß dieselbe Regulation auch von den jungen Sporangien ausgeführt wird, und auch diese Sporen dadurch eine gleichartige Anreicherung mit solchen Substanzen erfahren. Es ist deshalb keineswegs auffallend, wenn die Sporen solcher Pilzrassen, die bereits unter höheren Konzentrationen gelebt haben, bei weiter gesteigerter Konzentration besser keimen als andere aus normaler Nährlösung." — Danach läge natürlich auch hier keine „Vererbung" vor, sondern nur ein Prozeß, der etwa der Übermittelung von Antitoxinen von der Mutter auf die Kinder analog wäre.

Diese erworbene Resistenz dauert dementsprechend auch nur eine gewisse Zeit, geht nach den Versuchen von Pulst ungefähr innerhalb der gleichen Zeit verloren, innerhalb deren sie erworben worden ist.

Von der Mutter können überhaupt mehr als man meist denkt, allerhand Stoffe unmittelbar in die Nachkommen übergehen. Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht z. B. Versuche mit der Verfütterung von

Sudanrot, die SIKKOWSKY mit Motten durchgeführt hat, und ähnliche Versuche von RIDDLE mit Vögeln und Schildkröten.

Eine dritte Fehlerquelle, die gerade in neuester Zeit viel Unheil angerichtet hat, besteht darin, daß außer durch Modifizierung kleine individuelle Unterschiede, die ganz wie Modifikationen anmuten, bei allen Fremdbefruchtern auch durch Neukombination von ererbten Rassenunterschieden entstehen. Wir werden diese Fehlerquelle aber

a b

Fig. 24. Efeu, *Hedera Helix*. a Jugendsproß. b blühreifer Sproß.

erst später besprechen können, wenn wir die Vererbungserscheinungen bei Rassen- und Arten-Kreuzungen kennen gelernt haben.

Eine vierte Fehlerquelle endlich, die aber noch sehr wenig untersucht ist, besteht darin, daß einzelne Modifikationen für eine gewisse begrenzte Zeit „fest induziert" sein können. Ganz klare Beispiele dafür kennt man in größerer Zahl bei höheren Pflanzen, sehr zahlreiche und praktisch wichtige Beispiele kennt man auch von Mikroorganismen. Betrachten wir zunächst derartige induzierte Modifikationen oder Transformationen, wie REICHENBACH, oder Dauermodifikationen, wie JOLLOS sie bei Mikroorganismen nennen, bei höheren Pflanzen: Junge Efeupflanzen tragen ausschließlich Zweige wie der in Fig. 24a dargestellte. Wenn eine solche Efeupflanze auf dem schattigen Waldboden kriechend weiterwächst, bleiben die Zweige Jahrzehntelang so. Man kann auch die Zweige abschneiden und als Stecklinge behandeln,

sie bewurzeln sich leicht und wachsen immer in der gewohnten Weise weiter. Wenn aber ein Efeustock an einem Baum oder an einer Mauer emporwächst, so daß seine Zweige Wasser und Nährsalz nur von einem Hauptstamm zugeführt bekommen und dabei selbst hoch in die Luft und das Licht ragen, so erfolgt unter den neuen Verhältnissen eine eigentümliche Modifizierung, sie nehmen die in Fig. 24b dargestellte Form an und tragen nun alljährlich Blüten und Früchte.

Die Umwandlung der „Jugendform" in die „Altersform" erfolgt keineswegs etwa, wie man nach diesen Benennungen glauben könnte, in einem bestimmten Alter, es sind vielmehr ausschließlich die eigenartigen Ernährungsverhältnisse der Endzweige eines alten Efeustockes, welche diese Umstimmung, diese Modifizierung des ganzen Wuchses hervorrufen.

An sich ist daran nichts Unerwartetes, daß diese Zweige durch die andersartigen Bedingungen, unter denen sie jetzt leben, auch in ihrer Form modifiziert werden. Auffällig ist aber, daß, wenn ein Efeuzweig einmal diese Form angenommen hat, er sie dann auch in seinem ganzen Zuwachs und in seiner vegetativen Nachkommenschaft beibehält. Er tut das auch, wenn man ihn abschneidet und auf einen jungen kriechenden Efeustock aufpfropft oder wenn man ihn als Steckling selbständig macht. Solche Stecklinge wachsen zu meterhohen Bäumchen mit kräftigen Stämmen aus, die völlig anders aussehen als eine normale Efeupflanze und gelegentlich im Handel als *Hedera Helix „var. arborea"* zu haben sind. Samen solcher als Bäume gewachsener Efeustöcke geben aber wieder kriechende zweizellige beblätterte Pflanzen.

Völlig fest wird diese Modifikation auch bei vegetativer Vermehrung nicht beibehalten. Vor allem bei sehr guter Ernährung und reichlicher Wasserversorgung schlagen immer wieder einzelne Knospen zur Jugendform zurück.

Auch bei vielen anderen Pflanzen kommen entsprechende Umstimmungen der Sproßvegetationspunkte vor. So gibt es kletternde *Ficus*-Arten, von denen man sowohl Stecklinge von den kriechenden Jugendzweigen, wie von den ähnlich wie bei *Hedera Helix arborea* geformten Alterszweigen nach Europa brachte. Die beiden daraus erwachsenen Pflanzen waren so gänzlich voneinander verschieden, daß man lange Zeit glaubte, es seien zwei verschiedene Pflanzenspezies.

Analoge Erscheinungen zeigen sehr viele Bäume, wenn auch die morphologischen Unterschiede nicht so auffällig sind wie beim Efeu.

Auch die allen Botanikern vertraute Erscheinung, daß bei vielen Bäumen, bei denen eine Differenzierung von Achsen 1., 2. u. 3. Ordnung erfolgt ist, die Vegetationspunkte der einzelnen Achsen bei vegetativer

Vermehrung den Typus der betreffenden Achse beibehalten, gehört wohl hierher; z. B. bei *Araucaria*, der bekannten, häufig im Zimmer kultivierten südamerikanischen Conifere, haben wir die senkrecht emporwachsende Achse 1. Ordnung — den Hauptstamm — daran sitzen horizontal abstehend die Achsen 2. Ordnung und diese tragen seitlich in zwei Reihen die Achsen 3. Ordnung. Schneidet man nun eine Achse 2. Ordnung ab und macht daraus einen „Steckling", so wächst diese Stecklingspflanze zu einem sonderbaren fächerartigen Gebilde aus, behält also den Wuchstypus einer Achse 2. Ordnung dauernd bei. „Gesteckte" Achsen 3. Ordnung wachsen unverzweigt zu meterlangen wunderlichen Gebilden heran.

Es wäre nun aber völlig verkehrt, hier von einer Vererbung einer Modifikation zu reden. Wenn man eine solche Umstimmung der Vegetationspunkte als eine Ernährungsmodifikation auffaßt, was man mit einer gewissen Berechtigung tun kann, dann muß man eine solche bei vegetativer Fortpflanzung konstant bleibende Modifikation als eine fest induzierte Modifikation bezeichnen.

Worauf die „Induktion" beruht, ist vorläufig nicht zu sagen, durch exakte Versuche dürfte der Zusammenhang hier aber klar zu legen sein.

In sehr vieler Hinsicht analoge Erscheinungen spielen, wie besonders Jollos gezeigt hat, eine große Rolle bei vielen Mikroorganismen, wie Bakterien und Protozoen.

So konnte Jollos bei seinen Versuchen über die Modifizierbarkeit der Giftfestigkeit von *Paramaecium*, von denen wir vorhin auf S. 36 schon gehört haben, beobachten, daß die Widerstandsfähigkeit eines Klons von *Paramaecim caudatum* innerhalb gewisser Grenzen modifizierbar ist. Durch Kultur eines Klons in einer gerade noch ertragenen Giftlösung (von arseniger Säure) wird die Giftfestigkeit, ähnlich wie wir es vorhin schon für manche Pilze gehört hatten, etwas erhöht. Diese als Modifikation aufgetretene höhere Giftfestigkeit geht im allgemeinen wieder verloren, wenn Nachkommen der giftfesten Tiere in giftfreiem Wasser gehalten werden.

Ganz anders war aber das Verhalten von so giftfest modifizierten Tieren in anderen Versuchen, die am besten im wesentlichen mit Jollos' eigenen Worten geschildert werden können.

„Bei langdauernder Einwirkung wechselnder und gelegentlich für kurze Zeit auch über die Grenzdosis gesteigerter Konzentrationen des Giftes wurde in einer Anzahl von Fällen bei verschiedenen Linien recht erhebliche Giftfestigung erzielt. Und zwar steigerte sich die Resistenz meist schrittweise, kam aber in einem Falle auch auf einmal zustande. Während die Ausgangslinien stets bei einer Konzentration von 0,8 bis 1,1 : 100 der verwandten Lösung arseniger Säuren innerhalb 48 Stunden

eingingen, konnten sie späterhin noch bis 5 : 100 vertragen, ohne erkennbar geschädigt zu werden."

Diese Modifikation der Giftfestigkeit bleibt nun aber auch bei Kultur in giftfreien Medien erhalten, aber nicht dauernd und auch nur bei vegetativer Vererbung.

„Wird nämlich die Beobachtung der veränderten Stämme genügend lange fortgesetzt, so kann man schließlich — wenn auch meist erst nach geraumer Zeit — schon unter normalen Bedingungen und bei rein vegetativer Vermehrung eine allmähliche Rückkehr zur Ausgangsnorm nachweisen. So behielt z. B. ein Stamm (B_1), der bis gegen 5 : 100 der benutzten Lösung arseniger Säure gefestigt worden war (während die Ausgangslinie B bereits durch 1,1 : 100 stets abgetötet wurde), diese Resistenz bei arsenfreier Kultur während 7 Monaten unverändert bei. Anders wurde dies jedoch im achten Monat; jetzt gingen Proben aus der Kultur unter sonst gleichen Bedingungen bei dieser Konzentration regelmäßig ein, vertrugen aber noch 4 : 100, dann aber ging die Giftfestigkeit immer weiter und schneller zurück: Nach $9^1/_2$ Monaten betrug die „maxima-tolerata"-Dosis nur mehr 2,5 : 100, nach $10^1/_2$ Monaten endlich 1 : 100. Es war also wieder der Zustand der Individuallinie B, der Ausgangslinie von B_1 erreicht und wurde dann dauernd weiter beibehalten. — In gleicher Weise, nur in etwas kürzerer Zeit, ging auch die Giftfestigkeit aller anderen Stämme im arsenfreien Medium verloren, ohne daß dabei geschlechtliche Vorgänge mitspielten.

Beschleunigen lassen sich diese Rückbildungen durch tiefgreifende äußere Einwirkungen: Bei einem 3,5 : 100 gefestigten Stamme wurde ein Teil in normaler Kultur gehalten, ein anderer einem häufigen und schroffen Wechsel der Ernährungs- und Temperaturbedingungen ausgesetzt. Die derartig behandelten Paramaecien verloren nun bereits nach 2 Monaten ihre Giftfestigkeit, während sie bei dem unter normalen Verhältnissen belassenen Teil des gleichen Stammes erst nach $3^1{}_2$ Monaten zurückzugehen anfing."

Sofort verschwindet die Modifikation meistens bei sexueller Fortpflanzung und zwar auch bei Paarung zweier Tiere, die zu dem gleichen giftfesten Klon gehören.

„Bei einem giftfesten Paramaeciumstamm, der noch eine Konzentration von 3 : 100 vertrug, während er ursprünglich durch 1 : 100 abgetötet worden war, traten nach 1 Monat arsenfreier Kultur vereinzelte Konjugationspärchen auf, die von den übrigen Infusorien getrennt weitergezüchtet wurden. Es ergab sich nun, daß die aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kulturen ihre Giftfestigkeit sofort und mit einem Schlage verloren hatten. Schon bei der ersten Prüfung (2 Wochen nach der Konjugation), und ebenso bei allen

späteren, wurden sie, ganz wie die Ausgangslinie, durch eine Konzentration von 1 : 100 wieder abgetötet, während der andere Teil der Infusorien, der keine Konjugation durchgemacht hatte, erst nach weiteren 3 Monaten, und dann allmählich, ganz entsprechend dem oben beschriebenen Falle des Stammes B_1, die Widerstandsfähigkeit gegen arsenige Säure zurückbildete."

Als besonders hartnäckig erwiesen sich Dauermodifikationen (Steigerung der Resistenz), die JOLLOS durch gewisse Kalziumverbindungen erzielen konnte. Sie blieben z. T. sogar über mehrere Parthenogenesen hinaus, ja sogar über eine Konjugation hinaus, bestehen.

Für einzelne dieser Dauermodifikationen von Paramaecium konnte JOLLOS es sehr wahrscheinlich machen, daß hier die entwicklungsmechanische Ursache der Modifikation in einer Veränderung des Protoplasmas, oder, in andern Fällen, des Protoplasmas und des Makronukleus bestand.

Völlig analoge Beobachtungen, die allerdings nicht mit einheitlichem Ausgangsmaterial angestellt waren, hatte schon früher EHRLICH mit in ähnlicher Weise giftfest gemachten, für Mäuse pathogenen Trypanosomen veröffentlicht. Diese Trypanosomen zeigen einen „Wirtswechsel", Zwischenwirt ist eine Laus, nur in der Laus erfolgt die sexuelle Fortpflanzung, und EHRLICH konnte feststellen, daß die erworbene Giftfestigkeit bei Überimpfung von Maus zu Maus, d. h. bei nur vegetativer Vermehrung jahrelang beibehalten wurde, auch wenn kein Arsen mehr zur Verwendung kam. Die Giftfestigkeit des betreffenden Trypanosomenstammes verschwand aber sofort nach „Passage" dieses Stammes durch die Laus, d. h. nach geschlechtlicher Fortpflanzung.

Sehr wahrscheinlich ist ein großer Teil der als „Mutationen" bei Bakterien beschriebenen Erscheinungen in analoger Weise zu verstehen. Das gleiche gilt für die viel diskutierten Vorgänge der Virulenzänderung der Bakterien und für die Gewöhnung von Protozoen (Trypanosoma z. B.) an bestimmte Gifte.

Um ähnliche Erscheinungen handelt es sich auch sehr wahrscheinlich bei der „Gewöhnung" vieler parasitärer Bakterien an bestimmte Tier- oder Pflanzenarten. — Ganz instruktiv sind in der Hinsicht Versuche, die mit den Knöllchenbakterien der Leguminosen häufig angestellt worden sind. Es ist Ihnen wohl bekannt, daß alle Leguminosen, Erbsen, Bohnen, Klee usw. an ihren Wurzeln kleine Knöllchen haben, in denen als Symbionten stickstoffassimilierende Bakterien leben. Wenn man nun versucht, Bakterien aus einer Bohnenpflanze in junge bakterienfreie Erbsenpflanzen zu übertragen, so findet man, daß sie zunächst nur recht schlecht gedeihen. Überträgt man dann

aber diese schon eine längere Generationsfolge hindurch in einer Erbsenpflanze lebenden ursprünglichen Bohnenbakterien wieder auf eine junge Erbsenpflanze, dann gedeihen sie darin schon ungefähr ebenso gut wie Bakterien, die von vornherein aus Erbsenpflanzen stammen.

Auch die Spezialisierung gewisser Rostpilze für bestimmte Wirtspflanzen, über die besonders KLEBAHN wichtige Untersuchungen angestellt hat, dürfte vielleicht z. T. in dieser Weise zu verstehen sein.

Wir werden uns später in dem Kapitel über die Mutationserscheinungen noch einmal mit diesen Dauermodifikationen, oder wie man auch sagen kann, diesen Modifikationen zu befassen haben.

Eine Vererbung von Modifikationen kann endlich auch noch durch ganz andersartige biologische Vorgänge vorgetäuscht werden, von denen wir wenigstens einige in diesem Zusammenhang mit erwähnen wollen.

Vorhin schon (S. 55) haben wir gehört, daß gewisse Schutzstoffe, Antigene, die im Blute der höheren Tiere gegen fremde Eiweißarten gebildet werden, bei den Säugetieren von der Mutter durch die Plazenta hindurch auf die Jungen übergehen. Hierbei hat man nun wiederholt beobachten können, daß diese Antigene einige Zeit nach der Geburt in den jungen Tieren in größerer Menge vorhanden sind als bei der Geburt selbst. Es nehmen also mindestens einzelne von diesen Antigenen in den jungen Tieren an Menge noch zu. Worauf das beruht, wissen wir noch nicht, vielleicht wirkt die bloße Gegenwart der Antigene im Blute selbst schon als Reiz, der die neue Erzeugung genau der gleichen Stoffe auslöst. Damit ist aber ein Vorgang gegeben, der mit einer „Vererbung“ schon eine große Ähnlichkeit hat.

Noch weiter geht diese Ähnlichkeit in dem folgenden Falle: Wir kennen von vielen Blütenpflanzen Zier-„Rassen“ mit gelb-grün marmorierten oder auch einheitlich goldgelb gefärbten Blättern. Eine sehr bekannte Warmhauspflanze dieser Art ist z. B. *Abutilon striatum var. Thompsoni*. Ferner gehört hierher der in Anlagen oft angepflanzte gelbblätterige Goldregen *Laburnum vulgare chrysophyllum*, die buntblätterigen *Codiaeum*-Rassen, die bunte *Ptelea trifoliata var. fol. varieg. hort.* u. a. Alle diese buntblätterigen Sorten sind bei vegetativer Vermehrung (durch Stecklinge z. B.) konstant. Man weiß nun, daß diese Buntblätterigkeit verursacht wird durch ein eigenartiges, vorläufig als „Virus“ bezeichnetes Stoffwechselprodukt der bunten Pflanzen selbst. Dieses Virus wird in den bunten Blattflecken und zwar nur in hellem Lichte erzeugt, es wird mit den Assimilaten von Zelle zu Zelle weitergeleitet und bedingt, daß alle neu zuwachsenden Blätter ebenfalls gelbfleckig werden. Man kann die Erzeugung dieses Virus sehr einfach

dadurch verhindern, daß man die gelben Flecken der fertig entwickelten Blätter verdunkelt oder ausscheidet: der ganze Neuzuwachs von jungen Blättern ist dann rein grün, und man kann so jederzeit eine vorher buntblätterige Pflanze in die grüne Stammform, also z. B. *Abutilon striatum var. Thompsoni* in den gewöhnlichen *Abutilon striatum* zurückverwandeln. Andererseits kann man auch dadurch, daß man auf eine grüne Pflanze ein buntes Blatt oder auch nur ein kleines buntes Blattstückchen transplantiert, bewirken, daß diese ganze Pflanze weiterhin selbst nur noch bunte Blätter bekommt. Man kann auf diesem Wege die Buntblätterigkeit auch auf ganz andere Arten und Gattungen übertragen z. B. von *Ab. striat. var. Thompsoni* auf *Abutilon indicum* oder auf *Kibaibelia vitifolia.*

Außerhalb der lebenden Zelle scheint das Virus nicht existenzfähig zu sein, es gelingt wenigstens nicht, durch Preßsaft oder dgl. die Buntblätterigkeit zu übertragen.

Immerhin haben wir aber auch hier den Hergang, daß ein bestimmtes Stoffwechselprodukt, das irgendwo einmal zuerst in einer Pflanze aufgetreten ist, entweder die Eigenschaft hat, in dieser Pflanze und ihren vegetativen Nachkommen sich selbst zu vermehren, oder, was wahrscheinlicher ist, den Organismus zu immer wieder neuer Erzeugung eben dieses gleichen Stoffes zu reizen. Die durch dieses Stoffwechselprodukt bewirkte Modifikation — die Buntblätterigkeit — verhält sich infolgedessen ganz ähnlich wie eine erbliche Eigenschaft.

Das Virus dieser sonderbaren Buntblätterigkeit, die man heute meist als infektiöse Chlorose bezeichnet, geht von der Mutterpflanze nicht auf die in den Samen liegenden Embryonen über, wahrscheinlich, weil keine unmittelbare plasmatische Verbindung zwischen Mutterpflanze und Embryo besteht. Die Sämlinge dieser buntblätterigen Pflanzen sind infolgedessen immer grünblätterig. Hätte das Virus die Eigenschaft, auch aus der Mutterpflanze auf den Embryo überzugehen, dann wäre ein Vererbungsvorgang dadurch natürlich noch sehr viel mehr vorgetäuscht, als er es ohnedies schon ist.

Noch größer als bei der Übertragung der infektiösen Chlorosen ist die Ähnlichkeit mit einem wirklichen Vererbungsvorgang bei der Wirkungsweise gewisser Antigene, die Guyer und Smith bei Kaninchen eingehend untersucht haben.

Wenn man Preßsaft einzelner Organe, z. B. der Linse des Auges, in das Blut eines höheren Tieres bringt, so entstehen in dem Blute Schutzstoffe, Antigene, gegen die spezifischen in der Augenlinse enthaltenen Proteine.

Derartige im Blute eines trächtigen Kaninchens kreisende Antigene wirken nun auch stark schädigend auf die in Entwicklung begriffene

nicht mehr als 10 Tage alten Embryonen. Die Schädigung äußert sich dadurch, daß die Embryonen zum Teil Linsentrübungen, Linsenverflüssigung, Colobom (Irisspalten) und andere Augenmißbildungen bekommen.

Diese so künstlich ausgelösten Augenmißbildungen erweisen sich weiterhin als erblich und zwar werden sie sowohl durch die Mutter wie durch den Vater übertragen. Der Erbgang konnte durch acht Generationen verfolgt werden.

Es muß also durch diese Linsenantigene das Idioplasma verändert worden sein. Wenn die Embryonen in einem Muttertier, das diese Linsenantigene im Blute hat, selber schon mißbildete Augen haben, so ist diese Mißbildung gar keine Modifikation in unserem Sinne, sondern die Folge davon, daß durch die Antigene das Idioplasma der Embryonen gestört, verändert worden ist. Es liegt also keine Modifikation, sondern eine künstlich ausgelöste Mutation vor. Wir werden deshalb diese theoretisch äußerst wichtigen Versuche später in der Vorlesung über die Mutationen noch einmal von andern Gesichtspunkten aus zu betrachten haben. Wir haben sie hier nur vorläufig kurz erwähnt, weil sie von verschiedenen Autoren als Beweise für die Vererbbarkeit von Modifikationen aufgefaßt worden sind.

Fassen wir alles zusammen, was die bisherigen einwandsfreien Versuche ergeben haben, so müssen wir sagen: Eine Vererbung einer Modifikation ist bisher in keinem Falle erwiesen, alle Versuche ergeben vielmehr, daß durch eine einfache Modifizierung die für eine Sippe charakteristische und von ihr vererbte Modifizierbarkeit **nicht** verändert wird. Das Idioplasma bleibt also unberührt von der Modifizierung eines Organismus.

In diesen Diskussionen über die Frage, ob eine Vererbung der Modifikationen stattfinde, hat ein altes Schlagwort eine verhängnisvolle Rolle gespielt. Das Schlagwort von der Vererbung einer „erworbenen Eigenschaft".

Versteht man unter einer erworbenen Eigenschaft eine Modifikation in unserer Terminologie, so werden wir sagen müssen, daß eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft nicht stattfindet. Wir werden uns später in dem Kapitel über Speziesbildung noch einmal etwas näher mit diesem alten Schlagwort, das schon sehr viel Unheil angerichtet, Ströme von Tinte gekostet hat, abgeben müssen.

Vorlesung V

Die Mendelschen Spaltungsgesetze. — Beispiele von Kreuzung zweier Rassen, die sich in einem Merkmal unterscheiden. — Die Sachlage bei mehreren Unterschieden.

Seit den grundlegenden Versuchen von JOHANNSEN mit Bohnen- und Gerstenrassen wissen wir, daß auch scheinbar ganz geschlossene systematische Einheiten durchaus nicht einheitlich sind, sondern zusammengesetzt aus einer großen Zahl kleiner Einheiten, den reinen Linien.

Ganz genau in der gleichen Weise sind auch die „Spezies" der Systematiker nicht einheitlich, sondern in Wirklichkeit ist jede LINNÉsche Art ebenfalls nur ein Sammelname für eine große Zahl kleinster elementarer Arten, und vielfach sind die Zusammenfassungen größerer oder kleinerer Gruppen von solchen kleinsten Elementararten zu einer „Art" höchst willkürlich.

Ohne Speziesbezeichnung, ohne die „Arten" [1]) der Systematiker ist es nicht möglich, Ordnung zu schaffen in der Unzahl lebender Organismen; man kann in praxi nur so vorgehen, daß man mehr oder weniger willkürlich große oder kleine Gruppen von Elementararten unter einem gemeinsamen Namen zusammenfaßt. Natürliche Einheiten sind diese Spezies der Systematiker, wie *Oscillaria sancta*, *Phaseolus vulgaris*, *Canis lupus*, *Antirrhinum Orontium*, *Papilio Memnon* usw. aber im allgemeinen nicht. Darüber muß man sich immer klar sein.

Bei den Organismen, die sich nur ungeschlechtlich fortpflanzen wie die Bakterien, die blaugrünen Algen, die heute schon in großer Zahl bekannten apogamen und parthenogenetischen [2]) Pflanzen und Tiere, oder die stets Selbstbefruchter sind, bestehen die einzelnen, eine „Spezies" zusammensetzenden elementaren Einheiten, die reinen Klone oder reinen Linien dauernd unvermischt nebeneinander.

So einfach und klar liegen nun aber die Verhältnisse bei den wenigsten Pflanzen und Tieren. Eine große Anzahl von Organismen, vor allem alle getrennt geschlechtlichen, sind auf Fremdbefruchtung angewiesen, sie pflanzen sich allogam fort. Die Frage ist da, wie verhält es sich mit der Vererbung bei Fremdbefruchtung, wenn sich Individuen befruchten, die zweierlei verschiedenen systematischen Einheiten angehören? Diese Frage soll uns in der heutigen Vorlesung beschäftigen.

— — —

[1]) Näheres über den Artbegriff werden wir in Vorlesung XVIII hören.

[2]) Apogam oder parthenogenetisch heißt man Organismen, deren Eizellen sich ohne Befruchtung weiter entwickeln. Näheres in Vorlesung XVII.

Den Weg für ein tieferes Eindringen in das bis dahin ganz unzugängliche Gebiet der Vererbung bei Fremdbefruchtung haben die grundlegenden Entdeckungen des Augustinermönches GREGOR MENDEL gebahnt. Das Verdienst, die ganz in Vergessenheit geratenen, von MENDEL gefundenen Gesetze selbständig und unabhängig voneinander neu entdeckt zu haben, gebührt den Botanikern C. CORRENS, E. TSCHERMAK und H. DE VRIES.

Man bezeichnet häufig die von MENDEL gefundenen Gesetzmäßigkeiten als „Gesetze der Vererbung". Dieser Ausdruck ist etwas irreführend. Es sind keine „Gesetze der Vererbung" im allgemeinen, sondern nur Gesetze, die uns zeigen, wie gewisse **Unterschiede** zwischen zwei gekreuzten Individuen vererbt werden. Es ist vielleicht gut, das von vornherein scharf zu betonen.

Um uns mit den von MENDEL gefundenen Gesetzen vertraut zu machen, wollen wir ausgehen von einem Versuch, den jeder selbst leicht wiederholen kann, der über einen kleinen Garten verfügt.

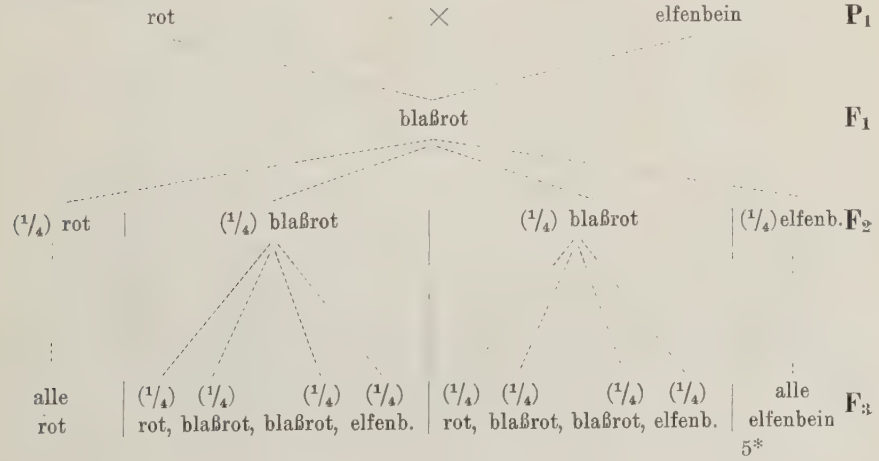
Wir kreuzen zwei Individuen von *Antirrhinum majus*, dem Gartenlöwenmaul, und zwar ein elfenbeinfarbiges aus einer konstant elfenbeinfarbigen Rasse (Taf. I, Fig. 1) und ein rotes aus einer konstant roten Rasse (Taf. I, Fig. 2). Für diese beiden Individuen wollen wir eine bestimmte Bezeichnung mit Buchstaben einführen und zwar folgendermaßen: Jede Pflanze entsteht als das Produkt der Vereinigung zweier Sexualzellen, einer männlichen und einer weiblichen. Äußerlich sind die Sexualzellen der beiden Rassen nicht unterscheidbar, trotzdem müssen sie natürlich irgendwie in ihrem Idioplasma verschieden sein. Wir wollen, um diese Verschiedenheit zum Ausdruck zu bringen, die Sexualzellen der roten Rasse mit **F**, die der Elfenbeinrasse mit **f** bezeichnen. Die durch Vereinigung zweier Sexualzellen **F** entstandene rote Pflanze soll entsprechend durch **FF**, die elfenbeinfarbige durch **ff** bezeichnet werden. Wenn wir nun einen Bastard zwischen einem roten Individuum **FF** und einem elfenbeinfarbigen **ff** erzeugen, so geschieht das dadurch, daß wir etwa eine weibliche Sexualzelle **F** sich vereinigen lassen mit einer männlichen **f**, also in der Weise, daß wir eine rote Pflanze befruchten mit Pollen einer elfenbeinfarbigen. Die Kreuzung kann, das ist ganz einerlei, auch umgekehrt vorgenommen werden. Jedenfalls erhalten wir auf diese Weise ein Individuum mit der Bezeichnung **Ff** bezw. **fF**, d. h. einen Bastard oder, wie der Terminus heißt, ein heterozygotisches (durch Vereinigung ungleichartiger Sexualzellen, „Gameten", entstandenes) Individuum. Im Gegensatz dazu heißt man ein Individuum, das durch die Vereinigung zweier gleichartiger Sexualzellen entstanden ist, homozygotisch. Ein solcher *Antirrhinum*-Bastard wird nun weder elfenbeinfarbig wie der eine Elter,

noch rot wie der andere, sondern blaßrot (Taf. I, Fig. 3) blühen, er hat nur von dem einen — dem roten — Elter her die „Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe“ geerbt, und das äußert sich darin, daß er eine wesentlich blassere Farbe aufweist.

Soweit ist an allem dem nichts Unerwartetes; umso auffälliger ist aber das Verhalten der Nachkommenschaft des Bastardes. Wenn wir eine Anzahl von diesen Bastarden sich untereinander befruchten lassen, oder wenn wir, was hier ohne Schaden ausführbar ist, ein Individuum mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, dann erhalten wir eine Nachkommenschaft, die aus dreierlei verschiedenen Individuen besteht. Ein Teil dieser Bastardkinder hat rote Blüten, genau wie der eine Elter, ein zweiter Teil hat elfenbeinfarbige Blüten wie der andere Elter und ein dritter Teil endlich hat blaßrote Blüten. Wenn man viele solche Individuen (also Enkel der ursprünglich gekreuzten Pflanzen) großzieht, dann kann man ferner leicht feststellen, daß diese Kategorien, die roten, blaßroten und elfenbeinfarbigen Pflanzen, untereinander im Verhältnis von 1 : 2 : 1 stehen, d. h. von 100 solchen Pflanzen werden etwa 25 rot, 50 blaßrot und 25 elfenbeinfarbig sein und ganz entsprechende Verhältniszahlen wird man immer erhalten, wenn man diesen Versuch wiederholt. In einem konkreten Falle erhielt ich z. B. von 97 Pflanzen 22 rot, 52 blaßrot und 23 elfenbeinfarbig.

Die auf diese Weise gewonnenen roten Individuen erweisen sich in ihrer Deszendenz als völlig konstant, geben ausschließlich eine rote Nachkommenschaft, die elfenbeinfarbigen sind ebenfalls konstant, aber die blaßroten Individuen verhalten sich in ihrer Deszendenz genau wie der erste ursprüngliche Bastard **Ff**, d. h. „spalten“ wieder auf in $^1/_4$ rote, $^2/_4$ blaßrote und $^1/_4$ elfenbeinfarbige Nachkommen.

In Form eines Stammbaumes stellt sich der Versuch folgendermaßen dar:



Man bezeichnet mit den hier an der rechten Seite beigedruckten Buchstaben P_1, F_1, F_2 folgendes: P_1 ist 1. Parentalgeneration, d. h. die ursprünglich zur Kreuzung verwendeten Individuen, F_1 ist die 1. Filialgeneration, d. h. die primären Bastarde und F_2 usw. sind die weiteren Generationen. Ganz entsprechend ist P_2 die Elterngeneration von P_1 usw.

Wie kommt nun dies alles zustande? — Die Lösung gibt die zuerst von MENDEL aufgestellte, heute zur Gewißheit gewordene Hypothese, daß jeder derartige Bastard zweierlei Arten von Sexualzellen bilde und zwar 50% „väterliche“ und 50% „mütterliche“.

Die Konsequenz dieser Theorie wollen wir jetzt im einzelnen an der Hand unseres Beispieles besprechen. Der *Antirrhinum*-Bastard **Ff** auf Tafel II, Fig. 3 bildet nach der Theorie zweierlei Arten von Sexualzellen und zwar ist die eine Hälfte davon ganz genau von der Art **F**, die also genau ebenso wie die Sexualzellen einer homozygotischen Pflanze **FF** die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe übertragen, und die andere Hälfte seiner Sexualzellen ist genau gleich den Sexualzellen **f** der elfenbeinfarbigen Rasse **ff**. Diese Annahme, daß ein solcher Bastard zweierlei Sexualzellen bildet — zweierlei männliche sowohl wie zweierlei weibliche — und zwar zu je 50%, ist der **Kernpunkt der MENDELschen Theorie.** Alles andere ist erst sekundär und unwichtig.

Wenn wir nun unsern *Antirrhinum*-Bastard **Ff** mit seinem eigenen Blütenstaub befruchten, oder wenn wir mehrere solche Bastarde einander gegenseitig befruchten lassen, dann können die beiden verschiedenen Kategorien **F** und **f** von Sexualzellen sich in vier verschiedenen Weisen kombinieren:

Eine Eizelle **F** kann treffen ein Pollenkorn **F** und gibt ein Individuum **FF**, das rot blüht,

„ „ **F** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **Ff**, das blaßrot blüht,

„ „ **f** „ „ „ „ **F** und gibt ein Individuum **fF**, das blaßrot blüht,

„ „ **f** „ „ „ „ **f** und gibt ein Individuum **ff**, das elfenbeinfarbig blüht.

Da alle vier möglichen Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, so werden wir erwarten dürfen, daß in der Deszendenz eines solchen Bastardes diese vier verschiedenen Arten von Individuen **FF**, **Ff**, **fF** und **ff** in annähernd gleichen

Verhältnissen vorkommen, d. h. daß die Nachkommenschaft zusammengesetzt sein wird aus:

$^1/_4$ Individuen, welche entstanden sind als **FF** d. h. homozygotisch konstant rot sind,

$^1/_4$ „ „ „ „ „ **Ff** } d. h. heterozygotisch blaßrote Bastarde sind.

$^1/_4$ „ „ „ „ „ **fF** }

$^1/_4$ „ „ „ „ „ **ff** d. h. homozygotisch konstant elfenbeinfarbig sind.

In Form eines Schemas pflegt man einen solchen Kreuzungsvorgang folgendermaßen darzustellen:

	FF rot	ff elfenbein	Eltern- oder $\mathbf{P_1}$-Generation
Keimzellen der P_1-Pflanzen	männliche alle F weibliche alle F	männliche alle f weibliche alle f	

	Ff blaßrot	Bastard- oder $\mathbf{F_1}$-Generation
Keimzellen der F_1-Pflanzen	männliche 50% F, 50% f weibliche 50% F, 50% f	

1) FF rot	3) Ff blaßrot
2) fF blaßrot	4) ff elfenbein

Mögliche Kombinationen dieser Keimzellen d. h. theoretisch mögliche verschiedene Kategorien der 2. Bastard-Generation d. h. $\mathbf{F_2}$

Wir sehen also, daß die Zusammensetzung von F_2 einer solchen Kreuzung aus $^1/_4$ rein mütterlichen, $^1/_4$ rein väterlichen Individuen und $^2/_4$ Bastarden auf Grund der Theorie erwartet werden muß. Die Theorie erklärt in sehr einfacher Weise die eigentümlichen Spaltungserscheinungen. Sie steht aber auch sonst so sehr im Einklang mit allen weiterhin gemachten Beobachtungen, daß wir mit ihr als etwas ganz sicher Begründetem arbeiten können.

Es ist möglich gewesen, auf Grund der Theorie nun auch das Resultat von weiteren Versuchen vorherzusagen und so die Theorie zu prüfen.

Einen Versuch, der seine Hypothese prüft, hat schon MENDEL selbst ausgeführt, nämlich die Rückkreuzung eines Bastardes mit dem einen seiner Eltern.

Wir wollen einen analogen Rückkreuzungsversuch mit unserem Löwenmaulbastard ausführen. Wir gehen in der Weise vor, daß wir unseren Bastard, der die Formel **Ff** hat, befruchten mit Blütenstaub der elfenbeinfarbigen Elternpflanze **ff** oder einer anderen elfenbeinfarbigen Pflanze der gleichen Sippe. Was ist da für ein Resultat zu erwarten, wenn wir uns auf den Boden der Spaltungshypothese stellen?

Nach der Hypothese bildet der Bastard zweierlei Eizellen, die eine Hälfte der Eizellen überträgt nur rote Blütenfarbe, die andere Hälfte überträgt nur elfenbein Blütenfarbe. Wenn wir nun einen solchen Bastard befruchten mit einer **ff**-Pflanze, deren Pollenkörner also sämtlich nur elfenbeinfarbige Blüte übertragen, dann müssen 50% der so entstehenden Nachkommen gebildet werden durch Vereinigung einer **F**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn, 50% durch Vereinigung einer **f**-Eizelle mit einem **f**-Pollenkorn. Es müssen also bei einer solchen Rückkreuzung entstehen 50% Pflanzen von der Formel **Ff**, d. h. blaßrote Heterozygoten und 50% Pflanzen von der Formel **ff**, d. h. elfenbeinfarbige, weiterhin konstant bleibende Pflanzen.

Das auf Grund der Theorie vorherzusagende Ergebnis trifft denn auch tatsächlich ein. Man erhält im Versuche zu fast genau gleichen Teilen einerseits elfenbeinfarbige, weiterhin konstante und andererseits blaßrote, weiterhin regelrecht aufmendelnde Pflanzen.

Wie weitgehend dabei oft die Übereinstimmungen zwischen den theoretischen und den im Versuch gefundenen Zahlen gehen, will ich Ihnen an einigen konkreten Zahlen aus eigenen Versuchen zeigen.

Es gibt von Löwenmaul auch hinsichtlich der Blattfarbe sehr verschiedene Rassen, z. B. gibt es eine Rasse mit fast rein gelben Blättern. Kreuzt man diese gelbblätterige Rasse mit einer grünblätterigen, so bekommt man einen Bastard mit gelbgrünen „aureafarbigen" Blättern. Bei Selbstbefruchtung spaltet er auf in $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aurea-farbige und $^1/_4$ gelbe Keimlinge.

Wenn man nun solch einen Bastard mit dem grünen Elter rückkreuzt, dann ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß 50% der so erhaltenen Pflanzen grün und weiterhin konstant und 50% aureafarbig und weiterhin spaltend sein müssen. In einer entsprechenden Versuchsreihe bekam ich aus der Rückkreuzung zwischen den Bastarden und den grünen Eltern insgesamt 1178 Pflanzen, von denen 597 gelbgrün

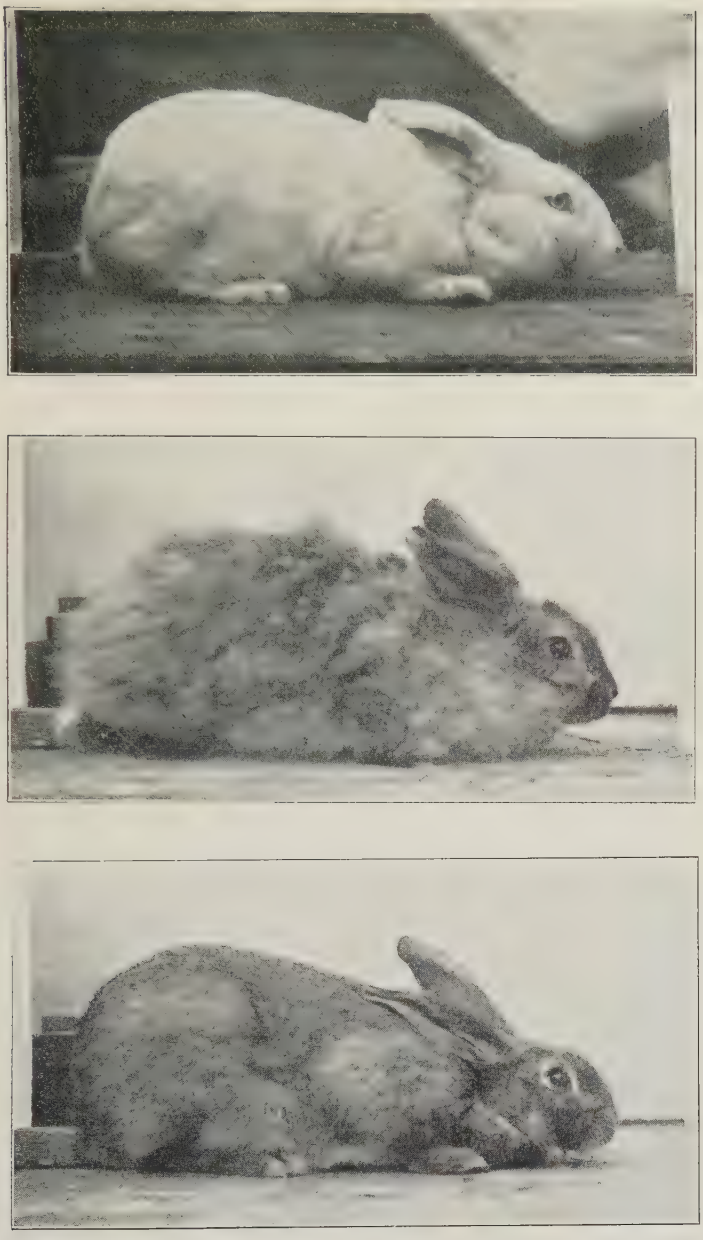


Fig. 25. Nahezu völlige Dominanz der glatten Behaarung bei der Kreuzung eines glatthaarigen ♂[1]) Kaninchens (a) mit einem angora-haarigen ♀ (b). Der in (c) abgebildete Bastard hat etwas längere Grannenhaare als der glatthaarige Vater (a). Äußerlich völlige Dominanz der Farbe des ♀.

[1]) ♂ = Zeichen für männlich, ♀ = Zeichen für weiblich.

und 581 grün waren, also fast genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis *1 : 1*.

In unseren bisherigen Beispielen war es immer ohne weiteres leicht möglich, die Bastarde als solche an ihrer Farbe schon zu erkennen. Die Bastarde zwischen dem elfenbeinfarbigen und dem roten Löwenmaul, die **Ff**-Individuen, sind meist deutlich durch ein blasses Rot von den homozygotischen Eltern verschieden, so ist es auf Taf. II leicht möglich, die **FF**- und **Ff**-Individuen zu unterscheiden. Die Bastarde nehmen hier also gewissermaßen eine Art Mittelstellung zwischen den Eltern ein. Das gleiche gilt auch für die Bastarde zwischen den beiden eben erwähnten, in der Blattfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen. So ist die Sachlage aber durchaus nicht immer. Sehr häufig sind die Bastarde dem einen Elter sehr weitgehend ähnlich, so daß man sie nur bei sehr genauem Zusehen von der einen Elternrasse unterscheiden kann. So ist der Bastard (Fig. 25c) zwischen dem in Fig. 25a abgebildeten langhaarigen Kaninchen und einem normalen kurzhaarigen (Fig. 25b) ziemlich kurzhaarig, aber bei genauem Zusehen fällt doch auf, daß die Haare der Bastarde ein wenig den Einfluß des langhaarigen Elters zeigen.

Ein Fall, der ganz besonders häufig vorkommt, ist der, daß die Bastarde ganz dem einen Elter gleichen, z. B. wenn wir eine rote Löwenmaulpflanze kreuzen mit einer rein weißen, erhalten wir Bastarde, die nicht von den homozygotischen roten Individuen zu unterscheiden sind, und dementsprechend besteht also äußerlich F_2 einer solchen Kreuzung aus $^3/_4$ roten und $^1/_4$ weißen Individuen. Aber eine Prüfung der Deszendenz dieser roten Individuen zeigt, daß auch hier ein Teil konstante Deszendenz hat, sich als homozygotisch erweist; zwei andere Teile dagegen auch weiterhin spalten. Also auch hier sind in Wirklichkeit die Verhältnisse die gleichen wie bei den Bastarden zwischen rot und elfenbeinfarbig. Zwei ziemlich entsprechende Fälle sind in Fig. 26 und 27 abgebildet.

Diese Erscheinung, daß vielfach die Bastarde äußerlich nicht von dem einen Elter zu unterscheiden sind, bezeichnet man mit dem Wort **Dominanz**. Man sagt, das eine Merkmal, hier etwa die Fähigkeit zur Bildung roter Farbe, „dominiere“ über das andere Merkmal, über das Fehlen dieser Fähigkeit, und dieses letztere Merkmal sei „rezessiv“ gegen das erstere. Man hat dieser Dominanzerscheinung, die durchaus keine allgemeine Regel ist, früher vielfach übertrieben große Bedeutung zugeschrieben, von einer „Dominanzregel“ gesprochen. Das ist ganz verkehrt. Eine irgendwie allgemein gültige Dominanzregel gibt es nicht und sehr häufig ist eine Dominanz nur scheinbar. Es kann, darauf hat zuerst Correns hingewiesen, für unser Auge ein Bastard völlige Dominanz, etwa in der Blütenfarbe eines Elters zeigen, aber

1

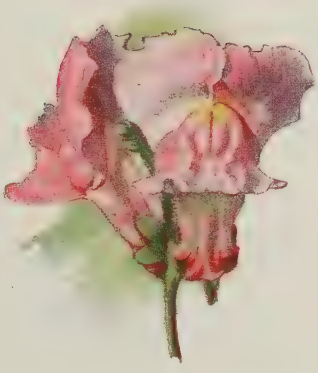
2

P 1

3

F 1

4



5

6

F 2

Fig. 26. Kreuzung eines „schwarzloh“ gefärbten ungescheckten ♂ Kaninchens (a) mit einem wildfarbig gescheckten ♀ (b). Der Bastard (c) ist wildfarbig gescheckt. Es liegt Dominanz von wildfarbig über schwarzloh und von gescheckt über ungescheckt vor. Daß der Bastard eine etwas stärkere Ausbildung der Flecken zeigt, ist ein Zufall, auch homozygotisch gescheckte Tiere können in dieser Weise gezeichnet sein.

wenn wir die Farbe des Bastards kolorimetrisch untersuchen, dann sehen wir, daß er, im Grunde genommen, sich so verhält, wie der Bastard zwischen dem roten, und dem elfenbeinfarbigen *Antirrhinum*, d. h. daß

a

b

Fig. 27. **a** Eber von weißem deutschen Edelschwein (Zucht v. Lochow Petkus) ganz ohne schwarze Abzeichen. **b** Sau des hannoversch-braunschweigischen Landschweins mit einem Wurf Ferkel von dem in Fig. 27a abgebildeten Eber. Ferkel ohne Abzeichen mit Ausnahme des einen, das unmittelbar am Schwanze der Sau steht. (Zucht Versuchswirtschaft Ruhlsdorf.)

die Färbung der Heterozygoten viel schwächer ist, als die der Homozygoten, daß also die völlige Dominanz nur eine scheinbare ist.

Ob überhaupt völlige Dominanz häufig vorkommt, ist mir fraglich. Völlige Dominanz beruht eben wohl oft nur auf unserem mangelhaften Unterscheidungsvermögen.

Hat man durch langes Arbeiten mit einem bestimmten Versuchstier oder einer Versuchspflanze seinen Blick geschärft, dann wird man wohl meistens Unterschiede zwischen den Homozygoten und den Heterozygoten erkennen. In Fig. 28 erkennt man den Bastard (b) zwischen der normalen zygomorphen Rasse (a) und einer anderen mit eigentümlich mißbildeten Blüten (c) daran, daß die Zipfel der Blumenblätter des Bastardes alle noch ein weiteres Mal geteilt sind, sie zeigen alle in ihrer Mitte eine Einkerbung.

Wenn nun auch freilich meistens die Heterozygoten etwas verschieden sind von den Homozygoten, so ist dennoch sehr häufig eine reinliche Unterscheidung, etwa beim Auszählen einer F_2-Generation nicht möglich, weil sehr oft die Homo- und Heterozygoten trans-

a b c

Fig. 28. Löwenmaulrassen *(Antirrhinum)*.
a völlig normale Rasse; c Schlitzer-Rasse; b Bastard zwischen beiden, unterscheidet sich von a dadurch, daß die Zipfel der Unterlippe in der Mitte eingekerbt sind.

gredierend modifizierbar sind (vergl. Vorl. III). Schon in unserem ersten Beispiel der Kreuzung eines elfenbeinfarbigen Löwenmauls mit einem roten hat man oft Schwierigkeiten, in F_2 die Homozygoten und Heterozygoten zu unterscheiden. Schattig stehende Homozygoten haben ebenfalls ein etwas blasses Rot und sind nicht immer mit Sicherheit von Heterozygoten zu unterscheiden, die unter Verhältnissen aufgewachsen waren, welche eine dunklere Rotfärbung verursachen.

Die Dominanzverhältnisse sind auch bei einem und demselben Individuum öfters ungleich, es kann in der Jugend ein Tier deutliche Dominanz eines einelterlichen Merkmales zeigen, während in alten Stadien diese Dominanz nicht mehr zu erkennen ist. Z. B. hat A. Lang bei Schnecken-Kreuzungen ähnliches beobachtet.

Ebenso ist es auch nicht möglich, irgendeine allgemeine Gesetzmäßigkeit darüber anzugeben, welche Eigenschaften zu dominieren

pflegen und welche rezessiv sind. Dunklere Farbe z. B. ist meistens dominant, sie kann aber auch wie z. B. in der in Fig. 27 abgebildeten Schweine-Kreuzung rezessiv sein. So ist ferner die weiße Farbe eines Rettigs dominant gegenüber der roten, während wir in den bisher besprochenen Beispielen immer Dominanz von rot über weiß hatten. Oder

Fig. 29. Französischer Widder ♂.

Fig. 30. Belgisches Riesenkaninchen ♀.

bei der Kreuzung Neger × Europäer ist die dunkle Farbe sehr weitgehend dominant, bei der Kreuzung Hottentotte × Europäer kann man schon eher von einer Dominanz der hellen Hautfarbe sprechen (FISCHER).

Besonders von Zoologen ist die Frage unnötig viel diskutiert worden, ob es möglich ist, experimentell die „Dominanz zu beeinflussen",

ob es also möglich ist, zu bewirken, daß ein Bastard mehr dem einen oder mehr dem andern Elter ähnelt.

Das ist zweifellos der Fall und auch durchaus nichts Merkwürdiges. Eine rote Löwenmaulpflanze kann man durch bestimmte Kulturmethoden dahin bringen, ganz blaßrote, fast elfenbeinfarbige Blüten auszubilden.

Fig. 31. „Holländer"-Kaninchen ♀.

Fig. 32. Bastard zwischen den in Fig. 29 u. 31 dargestellten Tieren. Stehohren „dominant".

Das ist eine einfache Modifikation der Färbung, wie wir sie früher S. 7 eingehend besprochen haben. Einen Bastard zwischen einer elfenbeinfarbigen und einer roten Rasse kann man, je nachdem ob man ihn sehr hell und kühl oder sehr warm und schattig aufzieht, in der Färbung mehr dem einen (roten) oder dem andern (elfenbeinfarbigen) Elter

ähnlich machen, d. h. also die Dominanz beliebig verschieben. In seiner Nachkommenschaft erfolgt aber die Spaltung ganz unbeeinflußt davon, ob er mehr elfenbeinfarbig oder mehr rot ausgesehen hat. In solchen Fällen von „Dominanzverschiebung" handelt es sich also um eine einfache Modifikationserscheinung.

Ob die Dominanz einer Eigenschaftsausbildung mehr oder weniger ausgesprochen ist, kann auch von anderen erblichen Eigenschaften bedingt werden. Ein Beispiel hierfür ist in Fig. 29—33 dargestellt, es zeigt, wie bei den Kaninchen die Eigenschaft „Stehohren" auch beeinflußt wird durch die Länge der Ohren.

Fig. 29 stellt ein ♂ aus einer Rasse mit langen Hängeohren, Fig. 30 ein ♀ aus einer Rasse mit langen Stehohren und Fig. 31 ein ♀

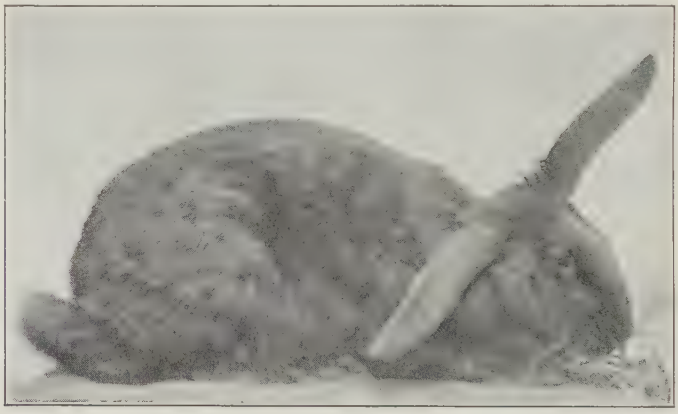


Fig. 33. Bastard zwischen den in Fig. 30 und 31 dargestellten Tieren. Ohrhaltung „intermediär".

aus einer Rasse mit kurzen Stehohren dar. In Fig. 32 ist der Bastard zwischen den in Fig. 29 und 31 abgebildeten Tieren dargestellt, er hat typisch Stehohren, während der in Fig. 33 abgebildete Bastard zwischen dem gleichen Männchen und dem langohrigen Weibchen (Fig. 30) halb stehende, halb hängende Ohren hat. Auch bei der — hier freilich sehr verwickelten — Spaltung in F_2 zeigt sich, daß die Ohrhaltung sehr stark von der Ohrlänge beeinflußt wird — was hier jeder von Ihnen auch wohl erwartet hat.

Außer den Fällen, in denen die Bastarde dem einen Elter mehr oder weniger ähnlich sind, kennen wir auch einige wenige Fälle, wo bei solchen Kreuzungen zweier Rassen, die nur einen Unterschied aufweisen, die Bastarde weder dem einen noch dem andern Elter gleichen. Sehr eigenartige Verhältnisse finden sich z. B. bei der Kreuzung von zwei Hühnerrassen, über die BATESON und seine Mitarbeiter berichtet

haben. „Andalusier-Hühner" gibt es in verschiedenen konstanten Farbenrassen, u. a. kennt man eine Rasse, die schwarz, und eine Rasse, die weiß mit schwarzen Flecken ist. Kreuzungen zwischen schwarzen Hühnern und schwarzweißen Hähnen und ebenso zwischen schwarzweißen Hühnern und schwarzen Hähnen geben nun immer Individuen, die blau gefiedert sind. Also hier zeigen die Heterozygoten eine ganz neue Farbe. Aber wenn man derartige blaue Andalusier aus F_1 unter sich kreuzt, dann erhält man ganz regelmäßig eine F_2, die aus $^1/_4$ schwarzen, $^1/_4$ schwarzweißen und $^2/_4$ blauen Hühnern sich zusammensetzt. Das ist genau das, was auf Grund der Spaltungsgesetze erwartet werden muß. Die schwarzen und die schwarzweißen Hühner erweisen sich bei Inzucht als konstant, die blauen spalten weiter in dem alten Verhältnis auf.

Völlig aufgeklärt ist dieser Fall aber noch nicht, es ist möglich — und sogar aus hier nicht zu erörternden Gründen wahrscheinlich — daß hier ein komplizierter Fall von „Faktorenkoppelung" vorliegt, über die wir später näheres hören werden.

Die empirischen, in den Versuchen gefundenen Zahlen stimmen mit den theoretisch erwarteten auch in den Fällen von völliger oder nahezu völliger Dominanz genügend überein, wenn man nur mit der nötigen Individuenzahl arbeitet. Z. B. fand MENDEL selbst in seinen klassischen Kreuzungsversuchen mit Erbsenrassen folgende Zahlen: Er kreuzte eine Erbsenrasse mit grünen Keimblättern mit einer anderen mit gelblichen Keimblättern. Die Bastarde hatten alle gelbliche Keimblätter, d. h. „gelblich" dominiert über „grün". Von 258 solcher F_1-Bastarde erhielt MENDEL 8023 Individuen der F_2-Generation, und von diesen hatten 6022 gelbliche und 2001 grüne Keimblätter, d. h. die gelben stehen zu den grünen fast genau in dem theoretisch zu erwartenden Verhältnisse 3 : 1.

Kreuzungsversuche wie die bisher genannten sind in den letzten Jahren in sehr großer Zahl mit den verschiedensten Organismen angestellt worden. Man hat gefunden, daß überall die gleichen Gesetzmäßigkeiten in Geltung sind, einerlei, ob wir mit Löwenmäulchen oder mit Getreidearten, mit Mäusen oder Käfern, mit Schnecken oder Schmetterlingen experimentieren. Wir finden überall, daß, wenn die gekreuzten Rassen einen Unterschied aufweisen, dann die Bastarde immer so aufspalten wie der Löwenmaulbastard unseres Schulbeispiels, d. h. daß also F_2 zusammengesetzt ist aus $^2/_4$ Individuen, die wieder Bastarde sind, und je $^1/_4$ Individuen, die genau dem Vater bezw. der Mutter gleichen.

Genau die gleichen Gesetze gelten nun auch mutatis mutandis, wenn wir zwei Rassen kreuzen, die in mehr als einem Punkte verschieden sind. Wir wollen uns hier auch zur Orientierung einen möglichst einfachen und übersichtlichen Fall aussuchen, ebenfalls wieder eine Löwenmaulkreuzung. Die Löwenmaulrassen unterscheiden sich z. B. auch in Merkmalen der Blütenform. So besitze ich eine völlig konstante Rasse, die nur Blüten trägt wie die in Taf. II oben rechts abgebildete. Die Blüten sind hier völlig radiär gebaut, alle Blumenblätter haben die Form, die in der normalen „zygomorphen" Löwenmaulblüte allein das mittlere Blumenblatt der Unterlippe aufweist, und sind auch alle wie dieses kurz gespornt. Diese „pelorische" Rasse ist völlig fruchtbar und kann mit normalen Rassen gekreuzt werden. Taf. II stellt die Kreuzung dieser roten pelorischen mit einer konstanten normal blühenden, elfenbeinfarbigen Rasse dar. Der Bastard, die F_1-Pflanze, ist blaßrot und hat völlig normale Blütenform, nur die Oberlippe ist meist etwas kleiner als bei den homozygotisch normalen Sippen. Wir haben also hier einen Fall fast völliger Dominanz der normalen Form über die pelorische, während hinsichtlich der Farbe der Bastard eine ungefähre Mittelstellung einnimmt, wie das ja auch in dem früher besprochenen Beispiel einer Kreuzung von rot mit elfenbeinfarbig der Fall war.

Die durch Selbstbefruchtung eines solchen Bastardes gewonnene F_2-Generation zeigt, wie Tafel II veranschaulicht, eine sehr bunte Zusammensetzung. Es treten **sechs** äußerlich verschiedene Kategorien von Pflanzen auf, nämlich folgende:

Rote normale	39
blaßrote normale	94
rote pelorische	15
blaßrote pelorische	28
elfenbeinfarbige normale	45
elfenbeinfarbige pelorische . . .	13

Das Zahlenverhältnis, in dem in einem meiner Versuche diese verschiedenen Kategorien gefunden wurden, ist in der Tabelle beigefügt.

Wie auf Grund der Spaltungsgesetze diese Kategorien und diese Verhältniszahlen zu verstehen sind, wollen wir in ähnlicher Weise ableiten, wie wir es vorhin für die Kreuzungsversuche mit den beiden nur in der Blütenfarbe verschiedenen Löwenmaulrassen getan haben.

Eine Sexualzelle oder wie man jetzt in der Vererbungsliteratur meistens sich ausdrückt, einen „Gameten" der normalen elfenbeinfarbigen Rasse wollen wir bezeichnen mit **fE**, einen Gameten der roten pelorischen Rasse mit **Fe**. Dabei soll bedeuten:

1

3

2

P 1

F 1

4

5

6

F

7

F Fähigkeit zur Bildung roter Blütenfarbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt elfenbeinfarbige Blüte.
E Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten.
e Fehlen dieser Fähigkeit, d. h. der so bezeichnete Gamet überträgt pelorische Blütenform.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **Fe** (rote Blütenfarbe, pelorische Blüten) entstandene P_1-Pflanze aus der roten pelorischen Rasse bekommt also die Formel **FFee**.

Die aus der Vereinigung zweier Gameten **fE** (elfenbeinfarbige, normale Blüte) entstandene P_1-Pflanze aus der elfenbeinfarbigen normalen Rasse bekommt die Formel **ffEE**.

Der Bastard hat dann entsprechend die Formel **FfEe**, da er ja durch die Vereinigung eines Gameten **Fe** und eines Gameten **fE** entstanden ist.

Wenn nun dieser Bastard geschlechtsreif wird, dann bildet er nach der MENDELschen Spaltungshypothese im ganzen viererlei verschiedene Gameten aus, nämlich folgende:

FE die rote Farbe und normale Form übertragen.
Fe „ „ „ „ pelorische „ „
fE „ elfenbein-Farbe und normale Form „
fe „ „ „ „ pelorische „ „

Diese viererlei verschiedenen Gameten werden alle in ungefähr gleicher Zahl gebildet, also jede dieser vier Kategorien bildet etwa $^1/_4$ der sämtlichen Gameten, der männlichen sowohl wie der weiblichen.

Wenn wir nun einen solchen Bastard **FfEe** mit sich selbst, oder mehrere solcher Bastarde gegenseitig miteinander befruchten, dann können sich diese vier Kategorien von weiblichen Sexualzellen mit den vier Kategorien von männlichen Sexualzellen in **16** verschiedenen Kombinationen vereinigen, nämlich:

1. Eine ♀ Sexualzelle **FE** kann treffen eine ♂ Sexualzelle **FE** u. gibt ein Individuum **FFEE** d. h. eine rote normale Pflanze.
2. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFEe** d. h. eine rote normale Pflanze.
3. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **FfEE** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
4. „ „ „ **FE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **FfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
5. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **FFEe** d. h. eine rote normale Pflanze.
6. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FFee** d. h. eine rote pelorische Pflanze.
7. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **EfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
8. „ „ „ **Fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **Ffee** d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.

9. Eine ♀ Sexualzelle **fE** kann treffen eine ♂ Sexualzelle **FE** u. gibt ein Individuum **FfEE** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
10. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **FfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
11. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEE** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.
12. „ „ „ **fE** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffEe** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.
13. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **FE** u. gibt ein Individuum **EfEe** d. h. eine blaßrote normale Pflanze.
14. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **Fe** u. gibt ein Individuum **Ffee** d. h. eine blaßrote pelorische Pflanze.
15. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fE** u. gibt ein Individuum **ffEe** d. h. eine elfenbeinf. normale Pflanze.
16. „ „ „ **fe** „ „ „ „ „ **fe** u. gibt ein Individuum **ffee** d. h. eine elfenbeinf. pelor. Pflanze.

In Form eines vielfach zur Illustrierung derartiger Versuche gebrauchten Schemas stellt sich diese Spaltung und Neukombination der Merkmale folgendermaßen dar:

FFee rot pelorisch	ffEE elfenbein normal	P_1
FfEe blaßrot normal		F_1

FE	Fe	fE	fe	Sexualzellen der F_1-Pflanzen

1) FFEE rot normal	2) FFEe rot normal	3) FfEE normal blaßrot	4) FfEe blaßrot normal
5) FFeE rot normal	6) FFee rot pelorisch	7) FfeE normal blaßrot	8) Ffee blaßrot pelorisch
9) fFEE blaßrot normal	10) fFEe blaßrot normal	11) ffEE elfenbein normal	12) ffEe elfenbein normal
13) fFeE blaßrot normal	14) fFee blaßrot pelorisch	15) ffeE elfenbein normal	16) ffee elfenbein pelorisch

Mögliche Kombinationen dieser Sexualzellen, d. h. mögliche Kategorien von F_2-Pflanzen

Ein Blick auf diese Übersicht zeigt, daß von den 16 möglichen Kombinationen

drei (1, 2, 5) Pflanzen mit roten normalen,
sechs (3, 4, 7, 9, 10, 13) Pflanzen mit blaßroten, normalen,
eine (6) Pflanzen mit roten pelorischen,
zwei (8, 14) Pflanzen mit blaßroten pelorischen,
drei (11, 12, 15) Pflanzen mit elfenbeinfarbigen normalen,
eine (16) Pflanzen mit elfenbeinfarbigen pelorischen

Blüten ergeben müssen.

Wenn wir die blaßroten und die roten Individuen nicht unterscheiden, sondern zusammenzählen, dann werden wir finden, daß

9 Kategorien rot normal (beide Merkmale in der dominierenden Form),
3 „ rot pelorisch (nur ein Merkmal in der „ „),
3 „ elfenbeinfarbig, normal (nur ein Merkmal in der dominierenden Form),
1 „ elfenbeinfarbig pelorisch (kein Merkmal in der dominierenden Form)

sein werden.

Da alle Kombinationen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, ist auf Grund der Theorie zu erwarten, daß von den F_2-Pflanzen einer solchen Kreuzung:

$^3/_{16}$ rot normal blühen müssen,
$^6/_{16}$ blaßrot normal „ „
$^1/_{16}$ rot pelorisch „ „
$^2/_{16}$ blaßrot „ „ „
$^3/_{16}$ elfenbein normal blühen müssen,
$^1/_{16}$ „ pelorisch „ „

Vergleichen wir damit die im Versuche gefundenen Zahlen, so finden wir eine sehr weitgehende Übereinstimmung:

		theoretisch berechnet	gefunden
rot normal	(3)	**43**,875	**39**
blaßrot normal	(6)	**87**,750	**94**
rot pelorisch	(1)	**14**,625	**15**
blaßrot pelorisch	(2)	**29**,250	**28**
elfenbein normal	(3)	**43**,875	**45**
elfenbein pelorisch	(1)	**14**,625	**13**
		Sa. **234**,000	Sa. **234**

Auf Grund der Theorie ist nun ferner zu erwarten, daß je $^1/_3$ der normal blühenden Kategorien weiterhin konstant normal blühende Deszendenz haben wird, nämlich alle Individuen aus **EE**-Kategorien (Nr. 1, 3,

9, 11), ferner werden wir erwarten müssen, daß je $^2/_3$ aller normalen Individuen, nämlich aus den Kategorien **Ee** (Nr. 2, 4, 5, 7, 10, 12, 13, 15) weiterhin aufspalten müssen in $^3/_4$ normale und $^1/_4$ pelorische Pflanzen. Auch dieses theoretische Postulat wird durch den Versuch erfüllt. Tatsächlich erweist sich in allen derartigen Kreuzungen ein entsprechender Teil der normalen F_2-Pflanzen, der übrigens auch an der kleineren Oberlippe meist äußerlich kenntlich ist, als **Ee**, d. h. spaltet in normale und pelorische Individuen auf.

Wenn wir auch diesen Versuch in Form eines Stammbaumes darstellen, dann bekommen wir:

rot pelorisch × elfenbein normal **P**₁

blaßrot normal **F**₁

rot normal	blaßrot normal	rot pelorisch	blaßrot pelorisch	elfenb. normal	elfenb. pelor.	**F**₂
$^3/_{16}$	$^6/_{16}$	$^1/_{16}$	$^2/_{16}$	$^3/_{16}$	$^1/_{16}$	
ein Teil (Kategorie 1) bleibt konstant rot normal, zwei Teile (Kategorien 2, 5) spalten in rot normal: rot pelorisch.						
	zwei Teile (Kategorien 3, 9) spalten in $^1/_4$ elfenbein normal, $^2/_4$ blaßrot normal, $^1/_4$ rot normal, vier Teile (Kategorien 4, 7, 10, 13) spalten genau wie der ursprüngliche Bastard weiterhin auf in: $^3/_{16}$ rot normal, $^6/_{16}$ blaßrot normal, $^1/_{16}$ rot pelorisch, $^2/_{16}$ blaßrot pelorisch, $^3/_{16}$ elfenbein normal, $^1/_{16}$ elfenbein pelorisch.					
		weiterhin völlig konstant.				
			spalten auf $^1/_4$ elfenbein pelorisch, $^2/_4$ blaßrot pelorisch, $^1/_4$ rot pelorisch.			
				zwei Teile (Kategorien 12, 15) spalten weiterhin in $^1/_4$ elfenbein pelorisch: $^3/_4$ elfenbein normal, ein Teil (Kategorie 11) bleibt konstant.		
					weiterhin völlig konstant.	

Ein Beispiel aus dem Tierreich, wobei die gekreuzten Rassen zwei „selbständige" Unterschiede aufweisen, ist in Fig. 34 nach Versuchen von W. CASTLE dargestellt. Eine genauere Besprechung des Falles ist wohl überflüssig, er unterscheidet sich von dem eben genau analysierten Löwenmaulbeispiel nur insofern, als hier sowohl in Farbe wie in Form völlige Dominanz vorliegt.

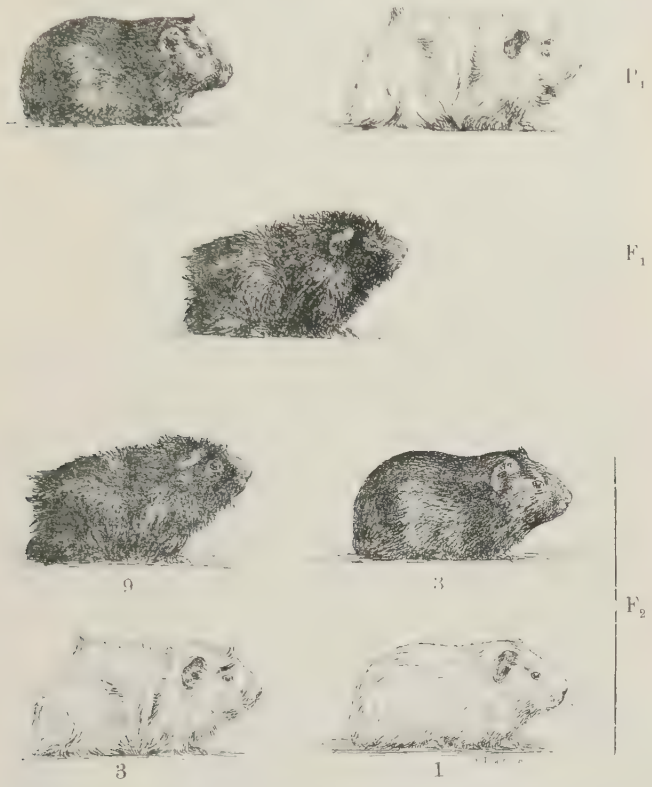


Fig. 34. Kreuzung einer schwarzen glatthaarigen Meerschweinchenrasse mit einer weißen rauhhaarigen. F_1 schwarz rauhhaarig. In F_2 Spaltung nach 9 : 3 : 3 : 1 (nach CASTLE).

Wir sehen also, daß die beiden Unterschiede der zwei ursprünglich gekreuzten Rassen ganz **unabhängig voneinander** sich auf die Gameten des Bastardes verteilen, oder, wie man zu sagen pflegt, ganz unabhängig voneinander „mendeln". Auch dieses Gesetz hat schon MENDEL gefunden und mit aller Schärfe präzisiert.

Diese Erkenntnis hat eine große praktische Bedeutung besonders für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Nehmen wir einmal an, pelorische Blüten und elfenbeinfarbige Blüten seien wünschenswerte Eigenschaften,

eine solche Rasse existiere aber nicht, sondern nur zwei andere Rassen, die elfenbeinfarbige normale und die rote pelorische, die also jeweils nur die eine der beiden gewünschten Eigenschaften aufweisen. Ein

Fig. 35. Kreuzung eines schwarzen normalflügeligen Weibchens von *Drosophila* (oben links) mit einem wildfarbigen stummelflügeligen Männchen (oben rechts). F_1 ist wildfarbig normalflügelig, in F_2 treten die 4 durch je ein Pärchen dargestellten Kombinationstypen auf (nach MORGAN-NACHTSHEIM).

Blick auf die Tafel II zeigt, daß man nur die beiden Rassen zu kreuzen braucht, um in der übernächsten, der F_2-Generation, dann Individuen zu erhalten, welche diese beiden Eigenschaften in sich vereinigen und konstant auf ihre ganze Deszendenz vererben.

Ein weiteres Beispiel ist in Fig. 35 abgebildet. Hier wurden zwei Rassen der kleinen Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* gekreuzt, einem Tiere, mit dem ganz besonders viele Vererbungsexperimente durchgeführt worden sind. Die eine Ausgangsform war hier wildfarbig und stummelflügelig, die andere war schwarz und normalflügelig. Wildfarbig ist

a b

Fig. 36. Hochwüchsige und niedrigwüchsige Rasse von Gartenlöwenmaul *(Antirrhinum)*. Gleich alte und gleich behandelte Pflanzen.

dominant über schwarz, normalflügelig über stummelflügelig. Daraus ergibt sich wohl alles übrige ohne weitere Besprechung.

Wir können nun natürlich auch Sippen kreuzen, die in noch mehr Punkten verschieden sind. So könnten wir z. B. eine Kreuzung vornehmen zwischen einem elfenbeinfarbigen, normalen, hochwüchsigen (Fig. 36b) Löwenmaul und einem roten, pelorischen, niedrigwüchsigen (Fig. 36a). F_1 wäre dann rot, normal und hoch. Es „dominiert" also auch hoher Wuchs ziemlich weitgehend über niedrigen Wuchs. Be-

ffEEXX elfenbeinfarb. normal hoch	FFeexx rot pelorisch niedrig

P_1

FfEeXx blaßrot normal hoch

F_1

FEX	FEx	FeX	Fex	fEX	fEx	feX	fex

FFEEXX rot normal hoch	FFEEXx rot normal hoch	FFEeXx rot normal hoch	FFFeXx rot normal hoch	FfEEXX blaßrot normal hoch	FfEEXx blaßrot normal hoch	FfEeXX blaßrot normal hoch	FfEeXx blaßrot normal hoch
FFEExX rot normal hoch	FFEExx rot normal niedrig	FFEexX rot normal hoch	FFEexx rot normal niedrig	FfEExX blaßrot normal hoch	FfEExx blaßrot normal niedrig	FfEexX blaßrot normal hoch	FfEexx blaßrot normal niedrig
FFeEXX rot normal hoch	FFeEXx rot normal hoch	FFeeXX rot normal hoch	FFeeXx rot normal hoch	FfeEXX blaßrot normal hoch	FfeEXx blaßrot normal hoch	FfeeXX blaßrot pelorisch hoch	FfeeXx blaßrot pelorisch hoch
FFeExX rot normal hoch	FFeExx rot normal niedrig	FFeexX rot pelorisch hoch	FFeexx rot pelorisch niedrig	FfeExX blaßrot normal hoch	FfeExx blaßrot normal hoch	FfeexX blaßrot pelorisch hoch	Ffeexx blaßrot pelorisch hoch
fFEEXX blaßrot normal hoch	fFEEXx blaßrot normal hoch	fFEeXX blaßrot normal hoch	fFEeXx blaßrot normal hoch	ffEEXX elfenbein normal hoch	ffEEXx elfenbein normal hoch	ffEeXX elfenbein normal hoch	ffEeXx elfenbein normal hoch
fFEExX blaßrot normal hoch	fFEExx blaßrot normal niedrig	fFEexX blaßrot normal hoch	fFEexx blaßrot normal niedrig	ffEExX elfenbein normal hoch	ffEExx elfenbein normal niedrig	ffEexX elfenbein pelorisch hoch	ffEexx elfenbein pelorisch niedrig
fFeEXX blaßrot normal hoch	fFeEXx blaßrot normal hoch	fFeeXX blaßrot pelorisch hoch	fFeeXx blaßrot pelorisch hoch	ffeEXX elfenbein normal hoch	ffeEXx elfenbein normal hoch	ffeeXX elfenbein normal hoch	ffeeXx elfenbein normal hoch
fFeExX blaßrot normal hoch	fFeExx blaßrot normal niedrig	fFeexX blaßrot pelorisch hoch	fFeexx blaßrot pelorisch niedrig	ffeExX elfenbein normal hoch	ffeExx elfenbein normal niedrig	ffeexX elfenbein pelosisch hoch	ffeexx elfenbein pelorisch niedrig

F_2

zeichnen wir eine Sexualzelle, welche das Merkmal hoher Wuchs überträgt, mit **X** und die Sexualzellen, welche das Merkmal niedriger Wuchs übertragen, mit **x**, und behalten wir für Form und Farbe die in den früheren Beispielen gebrauchten Bezeichnungen bei, so ist die Formel der elfenbeinfarbigen, normalen, hohen Rasse **ffEEXX** und die der roten,

pelorischen, niedrigen **FFeexx**. Der Bastard ist dann **FfEeXx** und in Form eines Schemas stellt sich der ganze Kreuzungsversuch folgendermaßen dar (s. Schema S. 88).

Eine ausführliche Legende zu geben, ist wohl nicht mehr notwendig. Wir sehen, daß hier der Bastard 8 verschiedene Sexualzellen bildet, die 64 verschiedene Kombinationen in F_2 ermöglichen.

Liegt in einem solchen Falle überall volle oder doch nahezu volle Dominanz vor, oder besser gesagt, können wir die Homozygoten und die Heterozygoten nicht unterscheiden, dann werden von diesen 64 Kombinationen

27 alle **drei** Eigenschaften in der dominierenden Form aufweisen, werden also rot, normal, hoch aussehen,
9 nur die **zwei** Eigenschaften rot und normal in der dominierenden Form aufweisen,
9 „ „ „ „ „ „ hoch in der dominierenden Form aufweisen,
9 „ „ „ „ normal und hoch in der dominierenden Form aufweisen,
3 „ „ **eine** Eigenschaft rot in der dominierenden Form aufweisen,
3 „ „ „ „ normal „ „ „ „ „
3 „ „ „ „ hoch „ „ „ „ „
1 keine dominierende Eigenschaft zeigen.

Kreuzen wir Sippen, die noch mehr Unterschiede aufweisen, dann gelten diese selben Gesetzmäßigkeiten weiter. Im einzelnen darauf einzugehen, ist wohl überflüssig. Was für Zahlenverhältnisse auftreten, und welche allgemeine Formel für **n**-Merkmale leicht aufgestellt werden kann, zeigt die nachstehende Tabelle (S. 90) ohne weitere Erklärung.

Kreuzt man Rassen, die sich in einer größeren Zahl von Eigenschaften unterscheiden, dann werden wir im allgemeinen finden, daß in den Bastarden, ähnlich wie schon in dem in Taf. II dargestellten Fall, einzelne Eigenschaften des Vaters, und andere der Mutter dominant sind, ferner, daß in wieder anderen Eigenschaften der Bastard mehr eine intermediäre Stellung einnimmt. Das ist auch in der in Fig. 27 abgebildeten Kreuzung zweier Schweinerassen schön erkennbar. Man kann also niemals sagen, bei der Kreuzung zweier Rassen, wie hier des Hannöverschen Landschweines und des Deutschen Edelschweines, dominiere die eine „Rasse“ als solche. Eine Rasse ist für uns nichts als eine bestimmte Kombination von einzelnen Eigenschaften, die wir alle bei Vererbungsversuchen gesondert betrachten und verfolgen.

Zahl der Unterschiede zwischen den P_1-Individuen	Zahl der verschiedenen Arten von Gameten, die in F_1 gebildet werden	Zahl der möglichen Kombinationen der Gameten	Maximale Zahl d. äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen, wenn überall völlige Dominanz vorliegt	Die äußerlich verschiedenen Kategorien von F_2-Individuen sind, wenn überall völlige Dominanz vorliegt, vertreten durch Individuenzahlen, welche zueinander in den folgenden Verhältnissen stehen. (Hängt eine äußerlich sichtbare Eigenschaft v. mehreren heterozygotisch vorkommenden „Faktoren" ab [vgl. Vorl. VI], dann treten hier abweichende, allerdings aus den nachstehend genannten ableitbare Zahlenreihen auf.)
1	$2^1 = 2$	$(2^1)^2 = 4$	$2^1 = 2$	3 : 1 (1 1)
2	$2^2 = 4$	$(2^2)^2 = 16$	$2^2 = 4$	9 : 3 : 3 : 1 (1 2 1)
3	$2^3 = 8$	$(2^3)^2 = 64$	$2^3 = 8$	27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 (1 3 6 1)
4	$2^4 = 16$	$(2^4)^2 = 256$	$2^4 = 16$	81 : 27 : 27 : 27 : 27 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1 (1 4 6 4 1)
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n	$3^n : 3^{n-1} : 3^{n-1} : 3^{n-1} \ldots : 3^{n-2} : 3^{n-2} : 3^{n-2} : \ldots$ usw. (1 .. usw. = *Koeffizienten d. Binoms* $(a+a)^n$ .. 1)

Vielleicht ist es Ihnen aufgefallen, daß der größte Teil aller bisher besprochenen Beispiele von Vererbung nach den Spaltungsgesetzen sich auf Färbungsunterschiede bezog. Das rührt nur daher, daß Färbungsunterschiede im allgemeinen in Vererbungsversuchen viel leichter verfolgt werden können als andere Unterschiede und liegt nicht etwa daran, daß nur gerade für die Färbungsvererbung die Spaltungsgesetze gelten. Man hat bei Vererbungsversuchen natürlich mit Vorliebe auf Dinge geachtet, die leicht erkennbar und augenfällig sind. Es ist sehr leicht, in einem Kreuzungsversuch zwischen einem roten und einem weißen Löwenmäulchen in F_2 die Spaltung zu verfolgen, aber es ist sehr umständlich, die Spaltung festzustellen, wenn man z. B. kreuzt eine selbstfertile mit einer selbststerilen Rasse, wo man den F_2-Pflanzen ja nicht ansehen kann, ob sie selbstfertil oder selbststeril sind, sondern wo man das erst wieder für jede einzelne F_2-Pflanze durch einen eigenen Versuch feststellen muß. Eine Auszählung einer F_2-Generation macht daher eine heillose Arbeit, wenn man die Vererbung solcher nicht leicht erkennbarer Verschiedenheiten untersucht.

Also nur der Bequemlichkeit halber ist soviel gerade mit Farbenrassen experimentiert worden. Die Spaltungsgesetze gelten aber auch für alles andere ebenso gut wie für die Färbung.

Vorlesung VI

Verwickelungen der Spaltungserscheinungen. — Kreuzung von Rassen, die transgredierend modifizierbar sind. Verdeckung eines Merkmales durch ein anderes (Hypostasie, Epistasie). — Abhängigkeit eines scheinbar einheitlichen Rassenunterschiedes von mehreren „Grundunterschieden". — Bastardatavismus

In allen diesen bisher besprochenen Beispielen von Kreuzungen zwischen Rassen, die sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, lagen die Verhältnisse einfach und übersichtlich. So einfach liegen sie aber durchaus nicht immer, ja sogar nur ausnahmsweise. Um zunächst eine sehr häufig vorkommende Verwickelung zu verstehen, müssen wir zurückgreifen auf das, was wir in der Vorlesung III besprochen haben. Wir hatten dort schon gehört, daß es von Bohnenpflanzen sehr zahlreiche kleinste systematische Einheiten gibt, die sich nur in den Größenverhältnissen ihrer Samen unterscheiden. Aus den Versuchen von JOHANNSEN war z. B. mitgeteilt, daß er von Prinzeß-Bohnen zahlreiche „reine Linien" isoliert hat, die in sich konstant sind. Eine solche reine Linie war dadurch gekennzeichnet, daß ihre kleinsten Bohnen 30—40 cg, ihre größten 85—90 cg schwer waren. Während das Mittel bei etwa 60—75 cg lag.

Eine andere solche Linie hatte eine etwas andere Modifikationskurve, bei ihr war die kleinste Bohne 20—25 cg, die größte 60—65 cg und der Mittelwert liegt bei 40—50 cg. Diese beiden Bohnenrassen zeigen also ein Transgredieren ihrer Modifikationskurven. In ganz analoger Weise zeigen nun auch einzelne in sich völlig konstante Farbenrassen des Löwenmauls ein solches Transgredieren der Modifikationskurven. So gibt es eine Rasse, welche unter guter Belichtung und bei günstigen Ernährungsverhältnissen eine „schwarzrote" Blütenfarbe hat. Die Färbung wird aber z. B. durch das Licht sehr stark modifiziert, schattig stehende Pflanzen dieser Sippe haben sehr viel blassere Blüten, die dann gelegentlich so hell aussehen können, wie die in Tafel I abgebildeten Blüten einer anderen „roten" Rasse. Es sind also besonders dunkel modifizierte Individuen der roten Sippe von besonders blaß modifizierten Individuen der schwarzroten Sippe nicht immer äußerlich unterscheidbar.

Wenn man eine Kreuzung zwischen der schwarzroten und der roten Sippe ausführt, dann zeigen die F_1-Pflanzen eine ungefähr mittlere Färbung zwischen den Elterntypen, vielleicht mit etwas mehr Annäherung an schwarzrot. Besonders gut belichtete und gut genährte Individuen sind fast so dunkel wie typische homozygotische schwarzrote Pflanzen, aber etwas schattig stehende Individuen sind rot wie die homozygotischen roten Eltern.

F_2 einer solchen Kreuzung enthält theoretisch $^1/_4$ homozygotisch schwarzrote, $^1/_4$ homozygotisch rote und $^2/_4$ wiederum heterozygotische Individuen, aber weil, wie wir gehört haben, die Modifikationskurven dieser drei Kategorien übereinandergreifen, ist es nicht möglich, in einer solchen Generation eine Zählung vorzunehmen. Man erkennt zwar einzelne Individuen, die ein so dunkles Schwarzrot zeigen, wie es nur bei den homozygotisch „schwarzroten" Sippen vorkommt, und man erkennt auch andere Pflanzen, die so hellrot sind, daß sie sicher homozygotisch „rot" sein müssen, aber der großen Mehrzahl der Pflanzen wird man es äußerlich nicht ansehen können, in welche von diesen drei theoretisch unterscheidbaren Kategorien sie gehören. Daß trotzdem auch hier eine völlig regelrechte Spaltung vorliegt, zeigt in einem solchen Fall nur eine Analyse der nächsten, der F_3-Generation. Man muß in praxi eine gewisse Anzahl F_3-Individuen, sagen wir einmal etwa 40 ohne Wahl herausgreifen, Samen aus Selbstbefruchtung ernten, und die Nachkommenschaft jeder einzelnen von diesen 40 Pflanzen für sich in einem eigenen Beete großziehen. Man wird dann finden, daß etwa 10 Beete aussehen werden wie die Beete der reinen „roten" Sippe, 10 Beete wie solche der reinen „schwarzroten" Sippe, und 20 Beete werden wiederum aussehen wie die F_1-Generation dieser Kreuzung. Mit anderen Worten, man kann also auch hier — freilich nur auf dem sehr umständlichen Wege einer Analyse der F_3-Generation — feststellen, daß von den F_2-Pflanzen $^1/_4$ homozygotisch schwarzrote, $^1/_4$ homozygotisch rote und $^2/_4$ heterozygotische Pflanzen sind, wie es nach der Spaltungslehre zu erwarten ist.

Ein entsprechender Versuch mit Mais ist in Fig. 37 dargestellt, nach Photographien von Prof. East. Es wurde gekreuzt eine Maisrasse „Tom Thumb", deren Kolbenlänge von 5—8 Zoll „variierte", mit einer andern Maisrasse „Black Mexican Sweet", deren Kolbenlänge von 13 bis 21 Zoll „variierte"[1]). In Fig. 37 ist in der obersten Reihe je ein Kolben der verschiedenen Größenklassen (5—8 bezw. 13—21 Zoll) abgebildet und darunter ist angegeben, in welcher Häufigkeit bei einer statistischen Untersuchung die verschiedenen Größenklassen gefunden werden. Wie ein Blick auf die Zahlenreihen (4, 21, 24, 8 bezw. 3, 11, 12, 16, 26, 15, 10, 7, 2) zeigt, sind es typische „Variationskurven" (vergl. S. 17). F_1 war inbezug auf die Kolbenlänge intermediär (9 bis 15 Zoll) und zeigte ebenfalls eine typische Kurve (1, 12, 12, 14, 17, 9, 4, vergl. Fig. 37). In F_2 erfolgte keine Aufspaltung, aber da die

[1]) Ob die Verschiedenheit in der Größe der Kolben nur auf einer verschiedenen Modifizierung beruht, ist in diesem Falle nicht ganz sicher, es könnte hier eine komplizierte Spaltung „gleichsinnig wirkender" Faktoren (vergl. Vorl. VIII) mitspielen.

Modifikationskurven der Heterozygoten und der P_1-Rassen transgredieren, ist hier nur eine Auszählung nicht ohne weiteres möglich, gerade

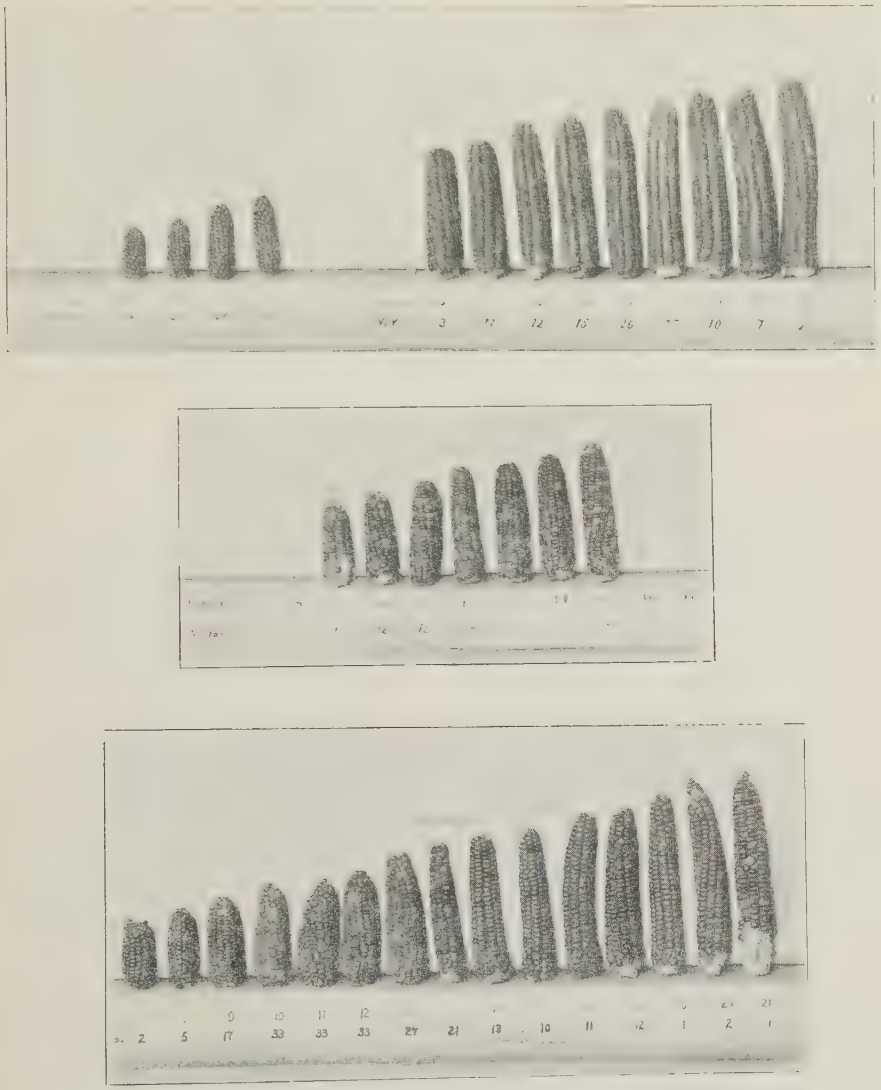


Fig. 37. Kreuzung zweier in der Kolbenlänge verschiedener Maisrassen nach EMERSON und EAST. (Originalphotographien von Prof. EAST.) Oben links 4 Kolben von „Tom Thumb", oben rechts 9 Kolben von „Black Mexican Sweet". Der Bastard (F_1) hat etwa intermediäre Kolbengröße. In F_2 erfolgt eine völlige Aufspaltung, aber wegen der transgredierenden Modifizierbarkeit der Bastarde mit den P_1-Typen ist hier eine reinliche Auszählung nicht möglich.

wie in dem eben erwähnten Löwenmaulbeispiel, man findet vielmehr nur in F_2 eine lange Reihe verschieden langer Kolben von 7—21 Zoll.

Daß in dieser Weise alle in F_2 auftretenden Kategorien oder doch ein Teil davon transgredierende Modifizierbarkeit zeigen, kommt sehr oft vor, und kann natürlich unter Umständen die Analyse eines Kreuzungsversuches sehr erschweren.

Ebenfalls auf die starke Modifizierbarkeit eines Außenmerkmales ist eine scheinbare Störung der einfachen Mendelspaltung zurückzuführen, die am besten wohl an einem schematischen Beispiel zu erklären ist. Wir finden sehr oft, daß irgend eine gewisse auffällige Merkmalsausbildung nur unter ganz bestimmten nicht allzu häufig verwirklichten Außenbedingungen zustande kommt. Es kann z. B. beim Menschen eine gewisse Schwäche der Bauchwand in der Leistengegend eine erbliche mendelnde Eigenschaft sein. Eine Schwäche der Bauchwand bedingt, daß alle damit behafteten Menschen, welche die Bauchwand aus irgend welcher Ursache, wie Heben schwerer Lasten usw., einem starken Druck aussetzen, einen Leistenbruch bekommen. Vererbt wird, und zwar regelmäßig nach den Spaltungsgesetzen, die Schwäche der Leistengegend. Wenn man nun irgendwelche Familienstammbäume auf den Erbgang des „erblichen Leistenbruches" hin durcharbeitet, dann bekommt man zunächst den Eindruck einer völlig unregelmäßigen Vererbung, vor allem hat immer ein viel kleinerer Prozentsatz der Kinder von Bruchkranken ebenfalls Leistenbrüche, als nach den Spaltungsgesetzen zu erwarten wäre. Wenn man also nicht bedenkt, daß das vererbbare Merkmal nicht der „Bruch" ist, sondern eine „Veranlagung einen Bruch leichter zu bekommen als andere Menschen", muß man zu gänzlich verkehrten Folgerungen kommen. Diese Sachlage, daß nur eine gewisse größere oder kleinere „Veranlagung" für eine körperliche oder geistige Mißbildung vererbt wird, und daß allerhand Einflüsse der Umwelt entscheiden, ob die — — ganz regelmäßig vererbte — Anlage „manifest" wird oder nicht, haben wir gerade in der menschlichen Pathologie sehr oft. Sie wird aber leider häufig nicht richtig erkannt.

Auch wenn eine solche Veranlagung viele Generationen lang überhaupt nie manifest wird, so wird sie trotzdem ganz gesetzmäßig weiter vererbt. Ich besitze z. B. von *Antirrhinum* eine Sippe, die ich als *monstrosa* bezeichne. Völlig konstantes Merkmal dieser Sippe ist, daß alle ihre Angehörigen bei nicht allzu schlechter Ernährung monströs verbildete Blüten aufweisen. Sehr mager ernährte Individuen haben aber durchaus normale Blüten. Diese Veranlagung wird völlig konstant vererbt.

Mit einer anderen häufigen Verwickelung soll uns ein Versuch von Nilsson-Ehle vertraut machen.

Nilsson-Ehle kreuzte eine konstante schwarzspelzige Hafersorte mit einer konstant weißspelzigen.

F_1 war nahezu ebenso schwarz wie die schwarze Elternsippe. Wir haben also hier eine fast völlige Dominanz von schwarz. Man würde nun wohl erwarten, daß F_2 aus $^3/_4$ schwarzspelzigen und $^1/_4$ weißspelzigen Pflanzen bestünde. Das ist aber keineswegs der Fall, sondern von 560 F_2-Pflanzen, die in diesem Versuche großgezogen wurden, waren 418 schwarz, 106 **grau** und 36 weiß.

Auf den ersten Blick scheint hier eine ganz grundsätzlich andere Vererbungsweise vorzuliegen als in den früheren Beispielen. Es liegt aber auch hier eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor. Die Sache ist nur die, daß die schwarze Hafersippe in gewissem Sinne doppelt gefärbt ist, sie ist nämlich schwarz, und enthält außerdem aber auch noch eine graue Färbung. Ansehen kann man dies der schwarzen Sippe nicht, weil die schwarze Farbe die graue völlig verdeckt. Die schwarze Haferrasse unterscheidet sich also von der weißen in zwei Punkten, nicht bloß in einem. Wir wollen nun einmal in der gewohnten Weise die „Fähigkeit zur Bildung schwarzer Farbe" mit **S**, das „Fehlen dieser Fähigkeit" mit **s** und die „Fähigkeit zur Bildung der grauen Farbe" mit **G** und ihr Fehlen mit **g** bezeichnen, dann muß die schwarze Haferrasse die Bezeichnung, die Formel, **SSGG**, bekommen, die weiße die Formel **ssgg**. Der Bastard ist dann entsprechend **SsGg** und ein solcher Bastard bildet, nach dem, was wir in der letzten Stunde gehört haben, vier verschiedene Arten von Gameten, nämlich **SG**, **Sg**, **sG** und **sg**.

Befruchten wir einen solchen Bastard mit sich selbst (Hafer ist übrigens schon spontan fast ausschließlich Selbstbefruchter), so sind 16 Kominationen möglich. In nachstehender Tabelle sind die möglichen Kombinationen und das Aussehen der Pflanzen, die daraus hervorgehen, zusammengestellt.

Eizelle	Pollenkorn		Eizelle	Pollenkorn	
SG	× SG	= schwarz	sG	× SG	= schwarz
S	× Sg	= schwarz	sG	× Sg	= schwarz
SG	× sG	= schwarz	sG	× sG	= grau
SG	× sg	= schwarz	sG	× sg	= grau
Sg	× SG	= schwarz	sg	× SG	= schwarz
Sg	× Sg	= schwarz	sg	× Sg	= schwarz
Sg	× sG	= schwarz	sg	× sG	= grau
Sg	× sg	= schwarz	sg	× sg	= weiß

Theoretisch ist demnach zu erwarten, daß von einer solchen F_2-Generation **12** Teile schwarz, **3** Teile grau und **1** Teil weiß sein müssen.

Wenn wir die im Versuch gefundenen Zahlen daraufhin uns ansehen, so zeigt sich, daß tatsächlich diese Zahlen nahezu genau das theoretisch zu erwartende Verhältnis 12 : 3 : 1 aufweisen.

gefundene Zahlen		theoretisch	Für die Summe 560 berechnetes theoretisches Verhältnis *12 : 3 : 1*
schwarzspelzig	418	*12*	*420*
grauspelzig	106	*3*	*105*
weißspelzig	36	*1*	*35*
	Sa. 560		Sa. *560*

Also auch hier liegt eine ganz regelrechte Mendelspaltung vor, aber nicht mit einem mendelnden Unterschied, sondern mit zweien. Diese Erscheinung, daß eine Eigenschaft (wie hier schwarz) eine andere (hier grau) verdeckt, kommt sehr oft vor.

Man sagt in solchen Fällen, die eine Eigenschaft (hier schwarz) sei „**epistatisch**" über die andere (hier grau), die „**hypostatisch**" sei.

Man hat früher, als man die ersten ähnlichen Fälle fand, geglaubt, daß hier quasi eine „unreine" Spaltung erfolgt sei, daß ein Teil der Keimzellen, die eigentlich weiße Farbe hätten übertragen sollen, „etwas von der schwarzen Farbe abbekommen hätten". Alle genau untersuchten Fälle von „unreinen" Spaltungen haben sich aber in ähnlicher Weise aufgeklärt, wie in unserem Haferbeispiel. Eine „unreine" Spaltung kennen wir also nicht. Da aber die Vorstellung, es gäbe so etwas wie eine unreine Spaltung, noch gelegentlich verfochten wird, schien es mir nützlich, ganz kurz diese Frage zu berühren.

Ich habe z. B. die früher, S. 70, schon einmal genannte *aurea*-Rasse von *Antirrhinum* jetzt schon seit 16 Generationen immer nur durch Heterozygoten weiter gezogen, trotzdem spalten noch heute die Homozygoten genau ebenso „rein" heraus, wie zu Beginn des Versuches.

Mit wieder einer anderen Verwicklung, die in F_2 Erscheinungen hervorruft, welche fürs erste nicht mit den Spaltungsgesetzen zu stimmen scheinen, soll uns wiederum eine Löwenmaulkreuzung bekannt machen.

Wir wollen z. B. kreuzen eine Löwenmaulpflanze, die gelb blüht, und eine zweite, die rot blüht. Die F_1-Pflanze ist dann blaßrot, wie die F_1-Pflanze in Taf. I.

Man würde nun wohl nach dem bisher Gehörten erwarten, daß F_2 aus 1 rot: 2 blaßrot: 1 gelb, oder wenn wir rot und blaßrot nicht unterscheiden, aus 3 rot: 1 gelb besteht. Das ist aber nicht der Fall, sondern F_2 besteht aus roten, gelbroten, elfenbeinfarbigen und gelben Pflanzen. Die roten und die gelbroten sind teils blaßrot, teils typisch rot.

1

2

P 1

3

F 1

4

5

F 2

6

7

Wie ist diese Spaltung zu verstehen? Eine empirische Feststellung der Farbenverhältnisse, in denen die vier Farbenkategorien auftreten, ergibt ganz zweifellos das Verhältnis:

9 rot und blaßrot
3 gelbrot und blaßgelbrot
3 elfenbein
1 gelb

In einem Versuch habe ich z. B. erhalten:

	gefunden	theoretisch	
rot und blaßrot	107	*110,25*	*(9)*
gelbrot und blaßgelbrot .	38	*36,75*	*(3)*
elfenbein	37	*36,75*	*(3)*
gelb	14	*12,25*	*(1)*
	196	*196,00*	

Daß hier das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 vorliegt, zeigt ein Blick auf die beigefügten theoretischen Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 für die Summe 196 darstellen.

Die Zahlenreihe 9 : 3 : 3 : 1 ist nun aber, wie aus der Tabelle Seite 90 ersichtlich, typisch für Kreuzungen mit Rassen, die zwei unabhängig mendelnde Unterschiede aufweisen. Und in zwei Dingen sind auch tatsächlich die beiden hier gekreuzten Pflanzen verschieden. Die Unterschiede, die wir gleich in der gewohnten Weise mit Buchstaben bezeichnen wollen, sind folgende:

F Fähigkeit zur Bildung roter Farbe.
f Fehlen dieser Fähigkeit.
C Fähigkeit zur Umwandlung der gelben Grundfarbe in Elfenbein.
c Fehlen dieser Fähigkeit.

Die gelbe Pflanze ist **ffcc**, hat also diese beiden Fähigkeiten nicht, wohl aber hat sie die rote Pflanze **FFCC**. Der Bastard ist **FfCc** und dieser Bastard bildet die Sexualzellen **FC**, **Fc**, **fC**, **fc** und damit die in dem üblichen Quadrat auf S. 98 dargestellten 16 Kombinationen.

Für F_2 ist danach theoretisch folgende Zusammensetzung zu erwarten: **3** rot : **6** blaßrot : **1** gelbrot : **2** blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb, oder wenn wir rot und blaßrot zusammenzählen, **9** rot und blaßrot : **3** gelbrot und blaßgelbrot : **3** elfenbein : **1** gelb. Das ist fast genau das auch im Versuche gefundene Verhältnis.

Wir haben demnach hier ein Beispiel dafür, daß einer Verschiedenheit in der Blütenfarbe — „rot“ — „gelb“ — zwei mendelnde „idioplasmatische“ Rassenunterschiede zugrunde liegen, und wir werden später noch sehr viele ähnliche Beispiele kennen lernen.

Wir müssen also scharf auseinanderhalten:

1. die an zwei gekreuzten Rassen ins Auge fallenden **äußeren Unterschiede**

und

2. **die mendelnden Grundunterschiede,** d. h. Unterschiede im Idioplasma, auf welchen die äußerliche Verschiedenheit beruht.

Diese Unterscheidung ist die Voraussetzung für ein Verständnis der schon wesentlich schwierigeren Versuche, die uns weiterhin beschäftigen sollen.

FFCC rot	FFCc rot	FfCC blaßrot	FfCc blaßrot
FFcC rot	FFcc gelbrot	FfcC blaßrot	Ffcc blaßgelbrot
fFCC blaßrot	fFCc blaßrot	ffCC elfenbein	ffCc elfenbein
fFcC blaßrot	fFcc blaßgelbrot	ffcC elfenbein	ffcc gelb

Man hat z. B. beobachtet, daß die Kreuzung zweier hellgefärbter, etwa weißblühender Rassen von verschiedenen Pflanzen, Erbsen, spanischen Wicken und anderen, die in sich völlig konstant sind, eine rote F_1 ergab, und daß die durch Selbstbefruchtung von solchen F_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation aus 9 Teilen roten und 7 Teilen weißen Pflanzen bestand. Der erste, der einen solchen Fall — bei *Mirabilis Jalapa*, der „Wunderblume“ — völlig richtig deutete, war CORRENS. Unabhängig von ihm und fast gleichzeitig sind von TSCHERMAK, CUÉNOT, BATESON und seinen Mitarbeitern u. a. ähnliche Fälle analysiert worden.

Wir wollen, um bei unserem alten Schulobjekt zu bleiben, ein Beispiel vom Löwenmaul besprechen, wo diese Verhältnisse sehr weitgehend aufgeklärt sind.

Schon früher haben wir gehört. daß wir von dem Gartenlöwenmaul *Antirrhinum majus* außer den schwach gelblich-weißen „elfenbein-

farbigen" Rassen auch rein weiße Rassen kennen, mit vollkommen weißen Blüten, ohne jede Spur von gelb.

Es gibt nun weiße Rassen, die gekreuzt mit beliebigen elfenbeinfarbigen Pflanzen eine blaßrote F-Generation ergeben, und F_2 besteht dann aus roten, blaßroten, elfenbeinfarbigen und weißen Pflanzen im Verhältnis von **3** rot, **6** blaßrot, **3** elfenbeinfarbig, **4** weiß (Taf. III).

In einem Versuch erhielt ich z. B. in F_2 aus einer solchen Kreuzung folgende Spaltung:

rot	137
blaßrot	278
elfenbein	130
weiß	137

Es ist das allerdings nicht das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 4, sondern ungefähr das Verhältnis 3 : 6 : 3 : 3, aber ursprünglich sind hier mehr weiße Pflanzen dagewesen, die weißen Pflanzen sind jedoch empfindlicher gegen allerhand Schädlichkeiten und sterben vor der Blüte in größerer Zahl als die farbigen Kategorien. In Wirklichkeit ist also auch hier das Verhältnis ursprünglich wohl ziemlich genau 3 : 6 : 3 : 4 gewesen.

Diese eigentümliche Spaltung in F_2 kommt daher, daß die elfenbeinfarbige und die weiße Pflanze sich in folgenden zwei Punkten unterscheiden:

1. Die elfenbeinfarbige hat die Fähigkeit, einen gelben Farbstoff in den Blüten auszubilden, die weiße hat diese Fähigkeit nicht. Wenn wir Gameten, welche die Fähigkeit zur Bildung des gelben Farbstoffes übertragen, als **B** bezeichnen, und Gameten, welche diese Fähigkeit nicht übertragen, als **b**, muß demnach die elfenbeinfarbige Pflanze **BB**, die weiße **bb** heißen.
2. Der elfenbeinfarbigen Pflanze geht die Fähigkeit ab, einen Stoff (wohl ein Enzym) auszubilden, welches die gelbe Farbe in eine rote Farbe umwandelt. Die weiße Pflanze **hat** dagegen diese Fähigkeit. Wenn wir Gameten, welche diese Fähigkeit übertragen, als **F** bezeichnen, bekommt entsprechend die weiße Pflanze die Formel **FF** und die elfenbeinfarbige die Formel **ff**.

Beide in diesem Falle gekreuzten Pflanzen haben die schon früher (S. 97) besprochene Fähigkeit, den gelben Farbstoff in ein fahles gelblichweiß, d. h. in elfenbeinfarbig umzuändern.

Demnach ist die vollständige „Formel" der elfenbeinfarbigen Pflanzen **BBffCC** und die der weißen **bbFFCC**.

Eine rote Farbe kann in keiner von diesen beiden Pflanzen gebildet werden, in der elfenbeinfarbigen nicht, weil in ihr das „Enzym" fehlt, das die gelblichweiße Farbe erst in rot umwandelt, und in der weißen nicht, weil hier zwar das Enzym vorhanden ist, aber es fehlt hier der gelblichweiße Farbstoff, der durch das Enzym in rot umgewandelt wird.

Kreuzen wir nun aber diese beiden Pflanzen, so bringen wir die beiden vorher getrennten Voraussetzungen für die Bildung roter Farbe: „gelblichweißen Farbstoff" und „Enzym" zusammen, und der so entstandene Bastard blüht entsprechend blaßrot.

Dieser Bastard hat nach dem eben Gehörten die Formel **BbFfCC**, er wird demnach viererlei Sexualzellen bilden, nämlich **BFC**, **BfC**, **bFC**, **bfC**, und wird folgende 16 Kombinationen in F_2 entstehen lassen:

1) BBFFCC rot	2) BBFfCC blaßrot	3) BbFFCC rot	4) BbFfCC blaßrot
5) BBfFCC blaßrot	6) BBffCC elfenbein	7) BbfFCC blaßrot	8) BbffCC elfenbein
9) bBFFCC rot	10) bBFfCC blaßrot	11) bbFFCC weiß	12) bbFfCC weiß
13) bBfFCC blaßrot	14) bBffCC elfenbein	15) bbfFCC weiß	16) bbffCC weiß

Wie das Schema zeigt, werden tatsächlich 3 Kategorien rot, 6 blaßrot, 3 elfenbein und 4 weiß sein müssen, genau wie in den Versuchen ja auch das Zahlenverhältnis gefunden wird.

Aus der Tabelle ist auch sofort ersichtlich, daß aus dieser Kreuzung **vier** verschiedene Kategorien von weißen Pflanzen entstehen. Äußerlich sind diese Kategorien nicht zu unterscheiden, aber das wirklich verschiedene Kategorien entstehen, kann man durch neue Kreuzungsversuche feststellen. Aus dem Schema ist z. B. ersichtlich, daß unter anderen auch eine Kategorie von weißen Pflanzen entsteht (Nr. 16), die

bb und **ff** in der Formel haben. Von solchen Pflanzen ist nach dem, was wir vorhin gehört haben, zu erwarten, daß sie bei Kreuzung mit elfenbeinfarbigen Rassen keine rote, sondern eine elfenbeinfarbige F_1-Generation geben müssen. Dieses theoretische Postulat, daß derartige weiße Pflanzen, die innerlich ganz verschieden sind von der ursprünglichen weißen P_1-Pflanze, in F_2 einer solchen Kreuzung entstehen müssen, wird nun tatsächlich durch den Versuch erfüllt. Wenn man von beliebigen weißen F_2-Pflanzen eine Anzahl herausgreift und mit der elfenbeinfarbigen Rasse kreuzt, der die P_1-Pflanze angehört hat, dann findet man immer einige (Kategorie 16), welche eine elfenbeinfarbige, andere (Kategorie 11), welche eine homogene blaßrote, endlich drittens solche (Kategorie 12 und 15), die eine aus 50% elfenbeinfarbigen und 50% blaßroten Pflanzen bestehende F_1-Generation ergeben.

Einen analogen Fall haben wir in folgendem Beispiel: bei Kreuzung eines weißen rotäugigen Kaninchens mit einem rein schwarzen ergibt F_1, Tiere die wildfarbig sind, genau wie die wilden Kaninchen. In F_2 erfolgt eine Spaltung nach **9** wildfarbig : **3** schwarz : **4** weiß. Hier ist die Erklärung darin zu suchen, daß die Wildfarbe dadurch zustande kommt, daß zunächst durch einen Erbfaktor **A** die Farbstoffbildung ermöglicht sein muß, und daß dann durch einen weiteren Faktor **G** erst die Wildfarbe entsteht. Das schwarze P_1-Tier in unserem Beispiel war **AAgg**, das weiße **aaGG**. F_1 war **AaGg**, beide Voraussetzungen für das Zustandekommen der Wildfarbe sind in ihm also erfüllt. Die Zusammensetzung der F_2-Generation ist bei dieser Erbformel der F_1-Tiere wohl ohne weiteres veränderlich.

Das erste von diesen beiden eben besprochenen Schulbeispielen soll uns gleich noch mit einer weiteren wichtigen Tatsache vertraut machen.

Die weißblühende P_1-Löwenmaulpflanze, die nach dem eben Gehörten **bb** in ihrer Formel hatte, unterschied sich nicht bloß in der Blütenfarbe von der anderen elfenbeinfarbigen **BB**-Pflanze, sondern auch in anderen Dingen. Sie war wesentlich schwächlicher, wuchs langsamer, hatte ferner schon als ganz junge Pflanze einen eigenartigen weißlichen Saum an den Laubblättern, war empfindlich gegen Frost und gegen Parasiten, und genau so war auch ihre ganze Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung beschaffen. Man hätte nun nach dem in der letzten Vorlesung Gehörten erwarten können, daß weiße Blütenfarbe, schwächlicher Wuchs, weißlicher Blattrand, Empfindlichkeit gegen Frost usw. unabhängig voneinander gemendelt hätten, daß also in F_2 u. a. auch Pflanzen aufgetreten wären, die z. B. die rote Blütenfarbe, aber dazu die weißlich gesäumten Laubblätter und hohe Frostempfindlichkeit aufwiesen.

Das ist aber nicht der Fall, eine F_2-Pflanze, die weiß blüht, zeigt auch immer den ganzen „Eigenschaftskomplex“ Schwächlichkeit, langsamen Wuchs, Empfindlichkeit, weißlichen Saum der Laubblätter usw. Und dieser Eigenschaftskomplex bleibt in allen Kreuzungen zusammen. Man muß daraus schließen, daß diese scheinbar vielerlei Verschiedenheiten auf nur einem idioplasmatischen Grundunterschied beruhen.

Es macht vielleicht manchem einige Schwierigkeiten sich das vorzustellen. Das Verständnis wird erleichtert durch die Überlegung, daß eine **bb**-Pflanze den vorher genannten gelben Farbstoff nicht bilden kann. Dieser Farbstoff ist nun aber die „Grundlage“, das Ausgangsmaterial der Blütenfarbstoffe, ferner aber ist dieser Farbstoff wahrscheinlich die Grundlage für einen Teil der Farbstoffe der grünen Chromatophoren der Blätter, eine **bb**-Pflanze zeigt deshalb eine geschwächte CO_2-Assimilation, und deshalb eine geschwächte Wüchsigkeit und wohl auch nur deshalb eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Schädlichkeiten. Der **eine** irgendwie idioplasmatisch bedingte Defekt, „Fehlen der Fähigkeit den gelben Farbstoff auszubilden“, hat gewissermaßen den ganzen „Eigenschaftskomplex“ der fertigen Pflanze zur Folge.

Ein **einziger** solcher mendelnder **Unterschied** im **Idioplasma** kann also einer großen Zahl scheinbar verschiedener äußerlich erkennbarer Unterschiede der fertig entwickelten Organismen zugrunde liegen.

Wir wissen somit jetzt schon:

1. Ein scheinbar einfacher Unterschied zwischen zwei Sippen kann auf mehreren mendelnden Grundunterschieden beruhen. (Vergl. das vorhin besprochene Haferbeispiel S. 92 und das Löwenmaulbeispiel S. 97).
2. Eine ganze Anzahl scheinbar selbständiger Unterschiede zwischen zwei Sippen kann auf einem einzigen Grundunterschied beruhen.

Was wir schon vorhin betont haben, erscheint somit jetzt noch viel wichtiger: Die äußerlich erkennbaren Sippenunterschiede, und die ihnen zugrunde liegenden Grundunterschiede sind ganz **verschiedene Dinge**. Zwischen ihnen bestehen nur etwa analoge Beziehungen wie zwischen den Eigenschaften Geruch, Geschmack usw., einer chemischen Verbindung und ihrer chemischen Formel.

An diese Tatsachen werden wir in der nächsten Vorlesung einige wichtige prinzipielle Betrachtungen anknüpfen müssen.

Die „mendelnden“ Grundunterschiede bezeichnet man mit verschiedenen Ausdrücken auch als Erbeinheiten (Units), Faktoren oder als Gene. Wir wollen künftig im wesentlichen die Ausdrücke „Grundunter-

schied" und „Faktor" gebrauchen und verstehen darunter einen als Einheit vererbten Unterschied zwischen zwei Sippen.

Analoge Fälle, wie das vorhin ausführlich besprochene Beispiel, wo die Kreuzung eines weißen mit einem elfenbeinfarbigen Löwenmäulchen eine rote F_1-Generation ergibt, sind, wie gesagt, bei sehr zahlreichen anderen Organismen Pflanzen und Tieren (Hühnern z. B.) bekannt. Wir wissen so, daß unter Umständen zwei bei Inzucht völlig konstante weiße Rassen von Hühnern bei der Kreuzung sehr lebhaft gefärbte Tiere geben, die dann weiterhin aufspalten in 9 gefärbt : 7 weiß.

Ein entsprechender Kreuzungsversuch mit Kaninchen ist in Fig. 38 abgebildet. Hier gibt die Kreuzung zweier völlig weißer Rassen nämlich der rotäugigen gewöhnlichen Albinos und der blauäugigen „weißen Wiener Kaninchen eine gefärbte weiterhin entsprechend aufspaltende F_1-Generation.

In analoger Weise müssen auch aus der Ehe eines albinotischen, d. h. völlig weißen Negers mit einer hellblonden Europäerin typisch dunkle Mulattenkinder hervorgehen.

Sehr häufig kommt es auch vor, daß zwei Rassen, die äußerlich gar nicht verschieden sind, bei der Kreuzung ein so überraschendes, aber in analoger Weise sich dann aufklärendes Resultat geben. So besitze ich mehrere äußerlich überhaupt nicht unterscheidbare „elfenbein"-farbig blühende Rassen von *Antirrhinum*, die bei der Kreuzung rote, weiterhin sehr kompliziert, aber für mich völlig verständlich, aufspaltende Bastarde geben. Diese Erfahrung, daß zwei äußerlich gleiche Individuen, die beide irgendwie eine Mißbildung oder dgl. zeigen, bei Kreuzung völlig normale Nachkommen geben können, ist sowohl für die züchterische Praxis wie vor allem für das Studium des Erbganges menschlicher erblicher Leiden von größter Wichtigkeit.

Analoge Erscheinungen beobachtet man nun nicht bloß bei der Kreuzung von Rassen, die Färbungsunterschiede aufweisen, sondern auch sonst, bei allen möglichen andern Eigenschaften. In ganz entsprechender Weise, wie das Entstehen von roter Farbe bei *Antirrhinum* davon abhängt, ob die beiden Erbeinheiten **F** und **B** in einem Individuum enthalten sind oder nicht, hängt auch z. B. die Ausbildung der gewöhnlichen zygomorphen Blütenform bei *Antirrhinum* ab von zwei Faktoren: **P** und **E**.

Den einen davon, **E** haben wir schon kennen gelernt, alle Pflanzen, die diesen Faktor **nicht** enthalten, die also **ee** in der Formel führen, haben nur radiär pelorische Blüten wie die auf Taf. II und in Fig. 38 b abgebildeten.

Voraussetzung für völlig normale Blüte ist aber ein weiterer Faktor **P**. Pflanzen, die zwar **E**, aber nicht **P** enthalten, also **EEpp** in

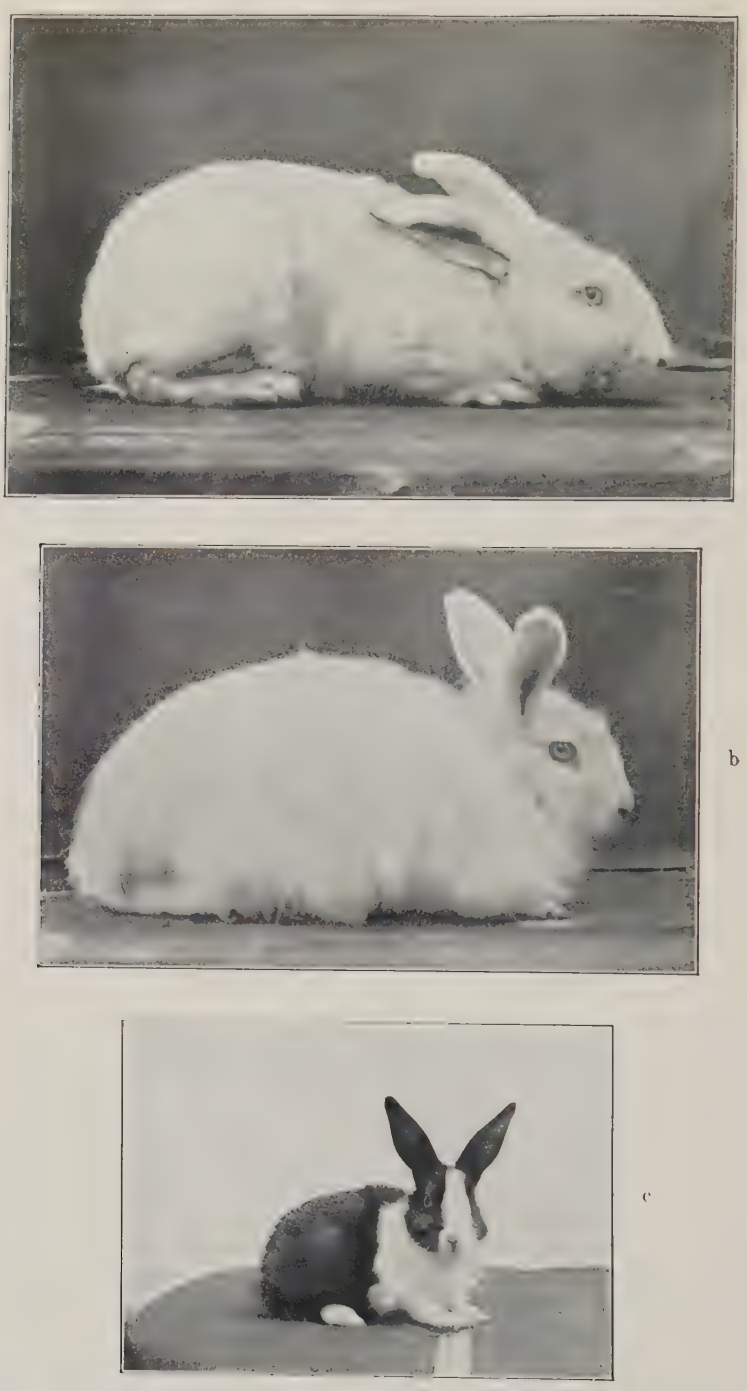


Fig. 38. Kreuzung eines kurzhaarigen weißen blauäugigen Kaninchens a (blauäugiges, weißes Wiener Kaninchen) mit einem weißen, rotäugigen Angora-Kaninchen (b). Der Bastard c ist kurzhaarig wie der Vater (a), hat aber auch etwas längere Grannenhaare als homozygotisch kurzhaarige Tiere. Er ist weiterhin auch (in diesem Falle holländisch) gefärbt.

der Formel haben, tragen nebeneinander pelorische und normale Blüten wie Fig. 32a. Ausschließlich zygomorphe, normale Blüten tragen nur die Individuen, die sowohl **E** wie **P** wenigstens einmal enthalten. Wenn wir nun z. B. haben: eine Rasse von der Formel **EEpp** mit pelorischen und zygomorphen Blüten auf der gleichen Pflanze (Fig. 39a), und eine zweite Rasse **eePP** mit ausschließlich radiär pelorischen Blüten (Fig. 39b), und wenn wir diese Rassen kreuzen, so bekommen wir eine

a b

Fig. 39. Pelorische Rassen von *Antirrhinum majus*.
a Rasse mit pelorischen und normalen Blüten auf der gleichen Pflanze;
b Rasse mit nur pelorischen Blüten.

F_1-Generation von der Formel **EePp**, die jetzt nur zygomorphe Blüten trägt. F_2 dieser Kreuzung besteht dann aus:

1. Pflanzen mit nur zygomorphen
2. Pflanzen mit zygomorphen und radiären
3. Pflanzen mit nur radiären Blüten

im theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 4. In einem entsprechenden Versuche wurden in F_2 gefunden:

1. Pflanzen mit nur radiären Blüten 70
2. „ „ zygomorphen und radiären Blüten 13
3. „ „ nur radiären Blüten . . . . . 45.

Diese Zahlen stimmen sehr schlecht mit den theoretischen. Aber das rührt wohl sicher daher, daß die beiden letzten Kategorien trans-

gredierend fluktuieren, insofern als schlecht genährte Pflanzen, die in die Kategorie 2 gehören, und die also eigentlich zygomorphe und radiäre Blüten tragen müßten, nur radiäre Blüten ausbilden. Derartige Individuen werden deshalb bei der empirischen Auszählung für Individuen der Kategorie 3 gehalten und als solche in Rechnung gestellt. Die Folge ist wiederum, daß im Versuch scheinbar die Kategorie 2 zu wenig und die Kategorie 3 zu viel Individuen aufweist. Um sichere Zahlen zu bekommen, müßte man auch hier den Weg der F_3-Analyse einschlagen, der S. 92 beschrieben ist.

Ein ganz entsprechendes Beispiel aus dem Tierreich ist in Fig. 40 abgebildet. Bei der vorhin schon einmal genannten Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* kennen wir aus den Untersuchungen MORGANS und seiner zahlreichen Mitarbeiter eine Menge von Rassen. Wir wissen z. B. daß die Ausbildung von normal gebauten Flügeln unter anderem abhängt von zwei Erbfaktoren **D** und **M**. Tiere von der Formel **ddMM** haben Flügel von der in Fig. 40a abgebildeten Form, sie sind „dumpy"-flügelig. Tiere von der Formel **DDmm** haben Flügel wie in Fig. 40b sind „miniatur"-flügelig. Die Kreuzung dieser beiden Sippen ergibt Tiere von der Formel **DdMm**, die, weil in ihnen wiederum beide Voraussetzungen für normale Flügelform erfüllt sind, ganz normale Flügel aufweisen wie in Fig. 40d. Die F_2-Generation einer solchen Kreuzung besteht, der Formel entsprechend aus normal-flügeligen, dumpy-flügeligen, miniatur-flügeligen und endlich dumpy-miniatur-flügeligen (**ddmm**!) -Tieren im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1.

Als ein übersichtliches letztes Beispiel dieser Art, das uns auch noch eine neue bisher noch nicht besprochene Komplikation zeigt, sei ein Kreuzungsversuch besprochen, den SHULL mit Bohnen ausgeführt hat.

SHULL kreuzte eine gelbbraune Bohne (Ne plus ultra) mit einer weißen (white flageolet). F_1 war dunkel-purpurrot mit schwarzen Flecken, F_2 zeigte die in nachstehender Tabelle mitgeteilte Zusammensetzung:

Farbenkategorien	Beobachtet	Theoretisch (pro 64)	
Purpurrot mit schwarzen Flecken	287	18 } 36	9
Schwarzrot	273	18 }	
Gelbbraun mit dunklen Flecken	79	6 } 12	3
Gelbbraun	109	6 }	
Weiß	259	16 } 16	4

Den Schlüssel zum Verständnis lieferte auch hier die Analyse der F_3-Generation. Es spielen im wesentlichen zunächst zwei Faktoren mit,

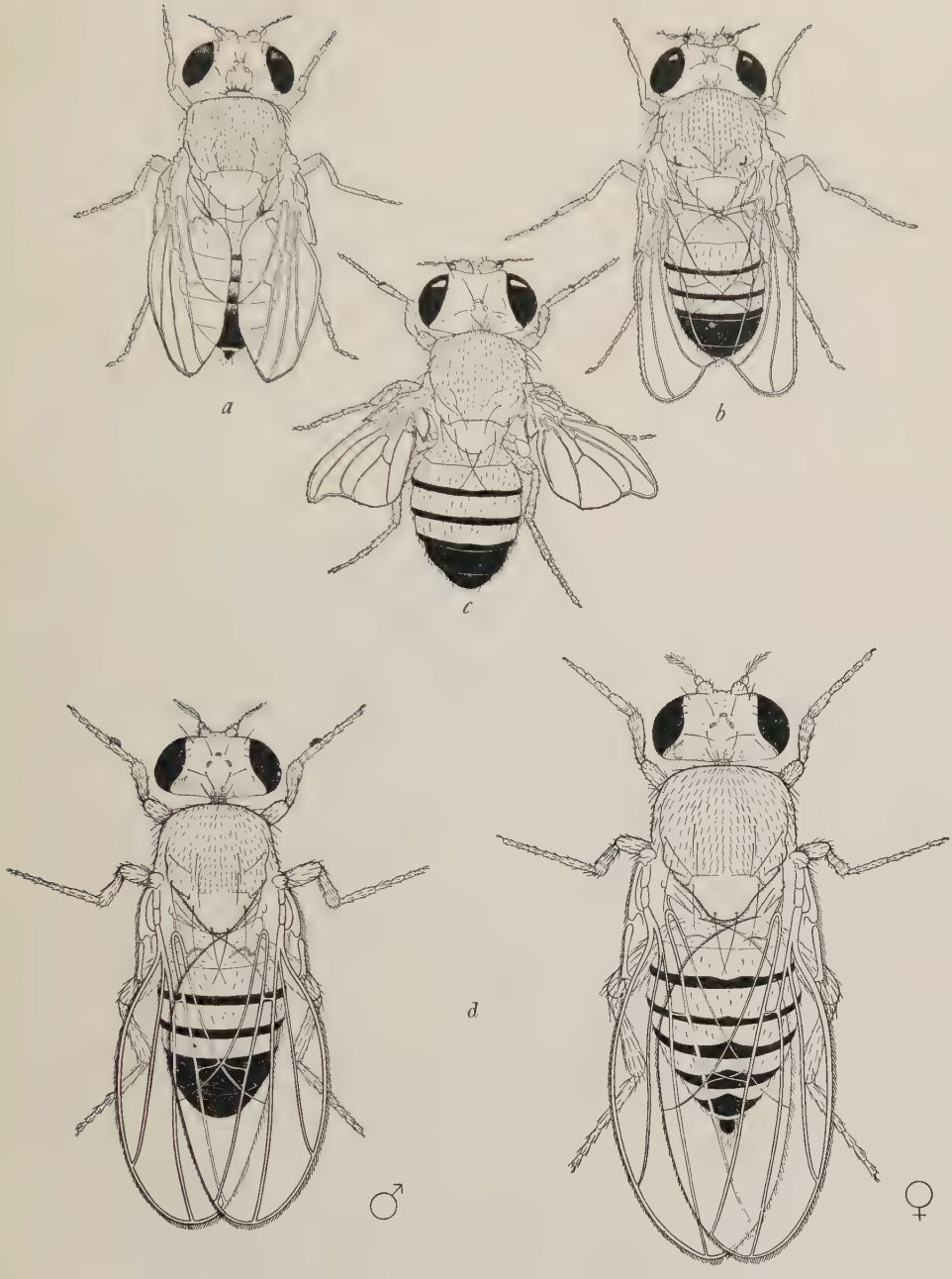


Fig. 40. Rassen von *Drosophila melanogaster.* a „dumpy"-flügelig, b „miniatur"-flügelig, c „dumpy-miniatur"-flügelig. (a—c nur Männchen dargestellt.) d normalflügelig (Männchen und Weibchen). (Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM.)

nämlich **P** = Voraussetzung für Färbung (für sich allein gelbbraune Färbung hervorrufend) und **B** (verwandelt die durch **P** bedingte Farbe in ein dunkles Schwarzrot). Es ist also **PPbb** gelbbraun, **PPBB** schwarzrot, **ppbb** und **ppBB** weiß. Dazu kommt noch ein dritter Faktor, der gelbbraun zu gelbbraun mit dunklen Flecken und schwarzrot zu purpurrot mit schwarzen Flecken macht, aber das nur, wenn er heterozygotisch als **Mm** vorliegt. **MM** macht nicht fleckig. In dem SHULLschen Falle war die Formel der weißen Bohne **ppBBMM**, die der gelbbraunen war **PPbbmm**, der Bastard war **PpBbMm** d. h. purpurrot mit schwarzen Flecken. Von den 64 möglichen F_2-Kombinationen müssen $\frac{1}{4} = 16$ **pp** d. h. weiß sein, 18 müssen purpurrot mit schwarzen Flecken, 18 schwarz, 6 gelbbraun mit dunklen Flecken, 6 gelbbraun sein. Daß nur eine Untersuchung der Nachkommenschaft zahlreicher einzelner selbstbefruchteter F_2-Pflanzen, d. h. eine Analyse der F_3-Generation in einem solchen Falle völlige Klarheit bringt, brauche ich wohl nicht weiter im einzelnen auszuführen.

Die Erscheinung, daß man durch Kreuzung zweier Rassen einer Tier- oder Pflanzenart einen Bastard bekommt, der ein ganz anderes Aussehen zeigt als die Elternrassen — und zwar häufig dasjenige der Stammart der gekreuzten Rassen — ist den Tier- und Pflanzenzüchtern schon lange bekannt gewesen, man hat sie aber früher nicht deuten können, und hat, damit die Sache wenigstens einen Namen hat, den Terminus „Atavismus nach Bastardierung“ oder kurz „Bastardatavismus“ geschaffen.

Es hat sich gezeigt, daß alle bisher genau untersuchten Fälle von Bastardatavismus sich ebenso erklären, wie die eben besprochenen Beispiele.

Vorlesung VII

Theoretisches. — Beispiele von Bastardanalysen: *Antirrhinum majus.* — Kaninchen. — Hühner

Wir haben in der letzten Vorlesung erfahren, daß die äußerlich erkennbaren erblichen Verschiedenheiten auf den — nur durch Kreuzungsversuche erschließbaren — idoplasmatischen „Grundunterschieden“ beruhen.

In der Art, wie man diese Grundunterschiede formuliert, wie man sie bezeichnet, hat sich im Laufe der letzten Jahre ein sehr einheitlicher Gebrauch herausgebildet.

Man kann jeden Unterschied zwischen zwei Dingen so fassen, daß man sagt, das eine Ding **hat** eine bestimmte Eigenschaft, das andere **hat sie nicht**. Also jeder Unterschied kann sprachlich als „Vorhandensein und Fehlen einer Eigenschaft" ausgedrückt werden.

Es ist dabei allgemein üblich, bei der Formulierung der Unterschiede als „Fehlen" und „Vorhandensein" einer Eigenschaft auf die „Dominanz" Rücksicht zu nehmen. Da z. B. bei der Kreuzung eines gelben Kaninchens mit einem weißen die gelbe Färbung dominiert, sagt man, das gelbe Tier habe die Fähigkeit Farbe zu bilden, das weiße Tier habe sie nicht, weil hier „gelb" bei der Kreuzung über „weiß" dominiert.

Ferner ist es heute allgemein üblich, diese Unterschiede auch in einer gewissen Formelsprache durch große und kleine Buchstaben auszudrücken, so wie wir das schon bisher auch immer getan haben. Wenn wir den Unterschied zwischen einem weißen und einem gelben Kaninchen so ausdrücken, daß wir sagen, das gelbe Kaninchen **habe** die Fähigkeit Farbe zu bilden, das weiße **habe sie nicht**, dann wird das gelbe Tier den großen Buchstaben bekommen müssen.

Man **kann** natürlich — besonders bei wenig ausgesprochener Dominanz — einen als Vorhandensein einer Fähigkeit formulierten Grundunterschied auch gerade umgekehrt formulieren. Das sei an einem Beispiel kurz erläutert. Als ich das erste Mal fand, daß eine bei *Antirrhinum majus* vorkommende gelbblätterige Rasse bei der Kreuzung mit grünen Rassen *aurea*-blättrige d. h. gelbgrüne F_1-Pflanzen gab, die dann weiterhin in F_2 in $^1/_4$ gelbblättrige, $^2/_4$ aureablättrige und $^1/_4$ grünblättrige Pflanzen aufspalteten, formulierte ich die „Grundunterschiede" folgendermaßen:

H Ein Faktor, der homozygotisch — als **HH** — die grüne Blattfarbe umändert in gelb und der heterozygotisch — als **Hh** — die grüne Farbe zu *aurea* macht.

h Fehlen dieses Faktors, d. h. unveränderte grüne Blattfarbe.

Man kann nun aber natürlich ebenso gut die Gene auch so formulieren:

N Ein Faktor, der homozygotisch — als **NN** — die sonst gelbe Blattfarbe grün macht, und heterozygotisch als **Nn** die gelbe Farbe wenigstens in aureafarbig, d. h. gelbgrün umändert.

n Fehlen dieses Faktors d. h. rein gelbe Blattfarbe.

Heute gebrauche ich nur diese letzte Formulierung, weil vieles dafür spricht, daß die grüne Blattfarbe durch „Veränderung" der gelben zustande kommt, daß die gelbe eine Vorstufe der grünen ist.

Also der Ausdruck „Vorhandensein" und „Fehlen" einer Eigenschaft ist für uns nur ein bequemer sprachlicher Weg, um Unter-

schiede zwischen zwei Rassen in kurzen Worten auszudrücken, mehr aber nicht!

Man darf sich durch diese Ausdrucksweise nicht verführen lassen, anzunehmen, daß, wenn wir von „Vorhandensein einer Eigenschaft" reden, nun irgend etwas Stoffliches, Faßbares als Ursache dieser Eigenschaft in dem betreffenden Individuum stecken müsse, und daß andererseits das „Fehlen einer Eigenschaft" auch das Fehlen irgend eines konkreten Dinges bedeute.

Weil man ganz allgemein die mendelnden idioplasmatischen Verschiedenheiten formuliert als Vorhandensein und Fehlen von Eigenschaften der fertigen Organismen, hat sich vielfach die Vorstellung entwickelt, diese Unterschiede beruhten tatsächlich nur auf dem Vorhandensein und Fehlen bestimmter körperlicher Dinge im Idioplasma.

Dieser Schluß ist aber durch nichts begründet.

Wenn wir von einem weißen rotäugigen **aa**-Kaninchen sagen, ihm fehle die Fähigkeit zur Pigmentbildung, die in einem **AA**-Kaninchen enthalten sei, so ist das nur eine bequeme Art, den Unterschied zwischen den beiden Kaninchen auszudrücken, es ist aber damit durchaus nicht gesagt, daß in dem Idioplasma des **aa**-Tieres nun irgend eine körperlich gedachte „Anlage" zur Farbstoffbildung fehle, die in den Zellen eines **AA**-Tieres enthalten sei. Der Unterschied kann ebenso gut darin bestehen, daß in den Keimzellen des **aa**-Kaninchens etwas vorhanden ist, was dem **AA**-Kaninchen fehlt, oder aber der Unterschied kann auch irgendwie anderer Art sein. Zwei verschiedene chemische Verbindungen unterscheiden sich doch auch nicht bloß dadurch, daß in der einen etwas fehlt, was in der anderen vorhanden ist, man denke an isomere Verbindungen!

Einer Löwenmaulpflanze von der Formel **aabbccddee** usw. „fehlt" zwar eine Reihe von Fähigkeiten, die in einer Löwenmaulpflanze von der Formel **AABBCCDDEE** usw. enthalten sind, aber deswegen brauchen doch nicht im Idioplasma der **aabbccddee**-Pflanze bestimmte Partikelchen, Chromosomenstückchen, oder wie man sich das sonst vorstellt, zu fehlen, die in den **AABBCCDDEE**-Pflanzen enthalten sind.

Aus dieser Vorstellungsweise, daß alle idioplasmatischen Unterschiede nur im Vorhandensein oder Fehlen bestimmter körperlich gedachter „Eigenschaftsträger" bestünden, hat sich auch die Unterscheidung von „positiven" und „negativen" Eigenschaften entwickelt, die durch nichts begründet ist.

Es hat sich mit andern Worten aus der Formulierung der mendelnden Grundunterschiede als Vorhandensein und Fehlen von Eigenschaften eine ganz bestimmte, theoretische Vorstellung entwickelt über die eigentliche Natur dieser Unterschiede.

Richtig klar ausgesprochen und begründet ist diese Vorstellungsweise, die vielfach als **Presence-absence-Theorie** bezeichnet wird, nirgends. So ganz allmählich hat sich aus der besonders von G. H. Shull motivierten „Presence-absence-Formulierung" der Rassenunterschiede eine „Presence-absence-Theorie" von der Natur der mendelnden idioplasmatischen Grundunterschiede entwickelt, ein warnendes Beispiel, wie sehr wir unsere Vorstellung durch bestimmte Ausdrucksweisen beherrschen lassen.

Wenn durch die Hypothese, daß alle idioplasmatischen Unterschiede nur auf dem Vorhandensein und Fehlen bestimmter Dinge beruhten, irgendwelche sonst unverständliche Tatsachenkomplexe erklärbar wären, dann hätte sie als Arbeitshypothese eine gewisse Berechtigung. Ich finde aber nicht, daß dieses Postulat erfüllt ist, im Gegenteil schafft die auf dieser Hypothese beruhende Unterscheidung von „positiven" und „negativen" Eigenschaften sehr große Schwierigkeiten, auf die wir später in der Vorlesung über Mutationen noch zurückkommen werden.

Wir wollen demnach zwar auch weiterhin die Presence-Absence-Formulierung der mendelnden Rassenunterschiede beibehalten, wir wollen uns aber hüten, damit bestimmte theoretische Vorstellungen über die Natur der idioplasmatischen mendelnden Rassenunterschiede zu verbinden.

Eine ähnliche geradezu verhängnisvolle Rolle hat das Wort „Gen" gespielt. Auch hier hat sich die Vorstellung eingenistet, daß ein Gen ein bestimmtes Ding sei, und daß je ein solches Ding **die** Ursache irgend einer Eigenschaft des Organismus sei. So spricht man von dem „Gen für rote Blütenfarbe", dem „Gen für Glatthaarigkeit" usw., und stellt sich diese als Dinge gedachter Gene als die „Anlagen", die „Keimchen" dieser „Eigenschaften" vor.

Diese Vorstellung ist grundfalsch. Es gibt zunächst schon überhaupt nicht für eine „Eigenschaft" nur ein sie bestimmendes Gen. Jede Eigenschaft eines Lebewesens ist bedingt durch den ganzen Bau des Idioplasmas, hängt also ab von allen Genen, der ganzen Erbformel. Es gibt auch nicht im Molekül des Phenols, ein Atom oder eine Atomgruppe, welche gerade die alleinige Ursache — „das Gen" — des Geruches wäre oder andere Atomgruppen, welche jeweils die Ursachen nur gerade der Farbe oder nur gerade der Kristallform des Phenols wären. Es gibt nur, besonders bei organischen Verbindungen mit hochkomplizierter Molekularstruktur einzelne Komplexe von Atomen, welche besonders auffällig sich gerade in bestimmten Eigenschaften äußern.

Was wir heute Gen, Erbeinheit oder Grundunterschied heißen, ist ferner aber — das kann gar nicht oft genug gesagt werden

— immer nur ein Unterschied im Bau zweier homologer Idioplasmateile und nicht etwa ein bestimmtes Idioplasmapartikelchen! Worin aber dieser Unterschied besteht, wissen wir noch in keinem einzigen Falle.

Um ein konkretes Beispiel zu nennen: Wir wissen nur, daß die Zellen einer zygomorphen und einer radiären Sippe von Löwenmäulchen irgendwie in ihrem Idioplasma verschieden sein müssen. Diesen uns ganz unbekannten, gewissermaßen nur aus seinen Folgen indirekt erschlossenen Unterschied im Bau des Idioplasmas der beiden Sippen drücken wir dadurch aus, daß wir die Zellen der einen (zygomorphen) Sorte als **E**, die der andern (radiären) als **e** bezeichnen. Dieser Unterschied könnte z. B. darauf beruhen, daß an einer ganz bestimmten Stelle des Idioplasmas — etwa in einem Molekül im Chromosom Nr. VI und zwar in dessen Chromomer Nr. 127 — bei der **E**-Sorte eine **OH**-Gruppe sitzt, wo die **e**-Sorte ein **H**-Atom oder irgend ein anderes Atom oder Molekül hängen hat. Der Unterschied könnte aber auch ebenso gut ganz anderer Art sein, z. B. darauf beruhen, daß irgend ein bestimmtes Enzym in der einen Sorte in größerer Menge vorhanden ist als in der andern, wir wissen jedenfalls vorläufig noch gar nichts darüber. Am allerwenigsten haben wir jedoch nun gerade Grund anzunehmen — so in der Denkweise der naiven alten Präformationstheorie! — daß in der **E**-Zelle ein ganz bestimmtes Ding, eben der „Erzeuger", das „Gen", die „Anlage" der zygomorphen Blütenform enthalten sei, in der **e**-Zelle aber fehle.

In den letzten Jahren hat man in zahllosen Kreuzungsversuchen Pflanzen- und Tierarten ganz systematisch untersucht. Das Ergebnis dieser Versuche ist ein sehr überraschendes: es zeigt sich, je weiter die Untersuchung fortschreitet, umso deutlicher, daß die scheinbar ganz unübersehbar zahlreichen „Rassen" und „Sorten" einer „Spezies" nur immer wieder andere Kombinationen einer relativ doch recht kleinen Zahl von Grundunterschieden darstellen. Das sei an der bisher am weitesten analysierten Pflanze, dem Gartenlöwenmaul, kurz demonstriert.

Es gibt von *Antirrhinum majus* weit über 100 verschiedene Rassen im Handel. Unterscheidbar und rein züchtbar sind hunderttausende von deutlich verschiedenen Sippen. Ich selbst habe im Laufe der Jahre mehrere tausend deutlich verschiedene Rassen selbst in Kultur gehabt. Die Rassen zeigen auf den ersten Blick eine ganz unübersehbare Fülle von Färbungen, Blütenformen, Wuchsformen, sie unterscheiden sich in der Raschheit der Entwicklung und vielen anderen Dingen.

1

2

P 1

3

F 1

4

5

6

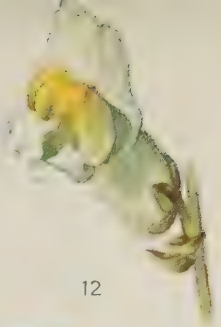
7

8

9

10.

11


12

13

F 2

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

Alle diese vielen Rassen stellen aber, wie meine Versuche von Jahr zu Jahr deutlicher ergeben, immer nur wieder andere Kombinationen einer kleinen Zahl von Grundunterschieden dar.

Ich gebe nachstehend eine kurze Zusammenstellung einiger[1]) der wichtigsten dieser Grundunterschiede. Einzelne davon haben wir schon früher kennen gelernt.

B Pflanzen, die **bb** sind, haben rein weiße Blüten ohne jede Farbe. **B** ist also eine wesentliche Voraussetzung für Farbbildung überhaupt. **bb**-Pflanzen zeigen ferner ein deutlich gehemmtes Wachstum, sind also stets deutlich kleiner als Pflanzen, die zwar im übrigen die gleiche Erbformel haben, aber **Bb** oder **BB** sind.

bb-Individuen sind schon als junge Pflänzchen an einer eigentümlichen Färbung der Blattränder und meist an einer eigenartigen Beschaffenheit der Epidermis der Laubblätter kenntlich.

B ermöglicht in Pflanzen, denen die später zu nennenden Faktoren **C** und **F** fehlen, die also **cc** und **ff** sind, eine gelbe Farbe der Blumenblätter.

C **C** wandelt die durch **Bb** beziehungsweise **BB** ermöglichte gelbe Farbe der Blumenblätter in ein fahles Gelblichweiß, das „elfenbeinfarbig“ genannt wird, um. Ob eine Pflanze **CC** oder **cc** ist, sieht man auch, wenn sie rot blüht. Das Rot der **cc**-Pflanze ist mehr gelblich rot.

𝔄 Ein Grundfaktor für rote Färbung, alle Pflanzen die **B**, aber nicht wenigstens einmal **𝔄** enthalten, blühen elfenbeinfarbig bezw. gelb.

F Ein weiterer Grundfaktor für rote Färbung. Anthocyanbildung ist nur möglich in Pflanzen, die **B**, **𝔄 und F**[2]) enthalten. Eine Pflanze **bb𝔄𝔄FF** ist weiß, eine Pflanze **BB𝔄𝔄ff** oder **BBaaff** ist elfenbeinfarbig beziehungsweise gelb. In welchen Teilen der Blüte und der Pflanze überhaupt die rote Farbe auftritt, hängt ab von den nachher zu besprechenden Faktoren **S**, **X**, **D** und anderen. Die Intensität der Färbung hängt ab von den Faktoren $\mathfrak{A}_1\,\mathfrak{A}_2$ usw., **L** u. a.

$\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_4$ Eine Serie von Faktoren, welche den Ton der roten Farbe dunkler machen. $\mathfrak{A}\mathfrak{A}\,FF\,a_1a_1\,a_2a_2\,a_3a_3\,a_4a_4$ zeigt nur schwache Spuren von roter Färbung, $\mathfrak{A}\mathfrak{A}\,FF\,\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1\,a_2a_2\,a_3a_3\,a_4a_4$ ist ganz blaß fleischfarbig, $\mathfrak{A}\mathfrak{A}\,FF\,\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1\,\mathfrak{A}_2\mathfrak{A}_2\,a_3a_3\,a_4a_4$ ist fleischfarbig usw., und erst Pflanzen, welche die ganze Serie $\mathfrak{A}$, $\mathfrak{A}_1$, $\mathfrak{A}_2$ usw. bis

---

[1]) Ich kenne heute bereits rund 150 Grundunterschiede bei *Antirrhinum majus*, das ergibt 2^{150} Kombinationsmöglichkeiten.

[2]) Und außerdem aber noch eine lange Reihe hier nicht aufgeführter anderer Faktoren, z. B. J_1, J_2, von denen in Vorlesung IX die Rede ist.

$\mathfrak{A}_4$ in der Formel haben, sind typisch rot gefärbt, so wie die roten auf Taf. I abgebildeten Pflanzen.

L macht das Rot noch dunkler. So ist z. B. **BB$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_2\mathfrak{A}_2$ $\mathfrak{a}_3\mathfrak{a}_3$ $\mathfrak{a}_4\mathfrak{a}_4$ LL** ein dunkles Fleischfarbig von fast genau derselben Farbe wie **BB$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$ $\mathfrak{A}_2\mathfrak{A}_2$ $\mathfrak{A}_3\mathfrak{A}_3$ $\mathfrak{A}_4\mathfrak{A}_4$ ll**. — **BB$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$** bis **$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$LL** ist satt sammetig schwarzrot.

A Verändert den „Ton“ der roten Farbe. **aa**-Pflanzen haben ein saures Rot (ziemlich genau den Ton von Eosin), **AA**-Pflanzen ein mehr alkalisches Rot (ziemlich genau den Ton von Fuchsinrot). **A** haben z. B. die Pflanzen von Fig. 8—11, 16—19, 24—27 Taf. V in der Formel, **aa** dagegen die in Fig. 4—7, 11—15, 20—23 abgebildeten.

D Alle **dd**-Pflanzen haben die Röhre der Blüte nicht rot gefärbt, **dd** sind z. B. die Fig. 5, 7, 9, 11 usw. auf Taf. V. **D** beeinflußt ferner aber auch die Verteilung des Anthocyans in den Blättern und Stengeln.

S Ein Faktor, der ebenfalls die Lokalisierung der durch die Faktoren **B**, **$\mathfrak{A}$**, **F**, **$\mathfrak{A}_1$** usw., **L** und **A** hervorgerufenen roten Färbung beeinflußt. **S** ohne **X** macht, daß die rote Farbe nur an der Röhre hinter den Kelchzipfeln gerade eben erkennbar ist. Eine Pflanze von der Formel **BBCC$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FF$\mathfrak{a}_1\mathfrak{a}_1$—$\mathfrak{a}_1\mathfrak{a}_1$LLAADDssxx** ist elfenbeinfarbig, hat genau die gleiche Farbe wie die **ff**-Pflanzen. Eine Pflanze **BBCC$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FFLLAAddSSxx** ist nach dem, was wir oben für den Faktor **D** gehört haben, ebenfalls elfenbeinfarbig.

X Ein weiterer Lokalisierungsfaktor ermöglicht eine rote Färbung, „rosarücken“, auf der Außenseite der Blüten. Eine Pflanze **BBCC$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_4\mathfrak{A}_4$llAADDssXX** sieht aus wie Fig. 20 Taf. V. Zusammen mit **S** ermöglicht **X** die Ausbreitung der Farbe auf die ganze Blüte.

G Verändert den Charakter der roten Farbe. Eine Pflanze **BBCC$\mathfrak{A}\mathfrak{A}$ FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_4\mathfrak{A}_4$MMAADDSSXXgg** sieht aus wie Fig. 8 Taf. IV. Eine Pflanze der gleichen Formel aber mit **GG** sieht aus wie Fig. 3, Taf. IV, ist „picturatum“.

E Beeinflußt die Form der Blüte. Alle **ee**-Pflanzen haben radiär-pelorische Blüten wie z. B. Fig. 10 Taf. V und Fig. 39b. Dieser Faktor äußert sich auch in der Form der Fruchtknoten.

P Beeinflußt in ähnlicher Weise sehr auffällig die Blütenform, eine **pp**-Pflanze hat nebeneinander zygomorphe **und** radiär-pelorische Blüten (Fig. 39a).

V Ermöglicht eine dunklere Färbung der Gefäßbündel in allen Pflanzen, die auch **X** enthalten. In Blüten, die rot gefärbt sind,

kann man die durch **X** bewirkte „Aderung" nur im durchfallenden Lichte gut erkennen. Sehr auffällig ist diese Rotfärbung der Gefäßbündel aber in allen Blüten, die im übrigen „rosarücken" gefärbt sind. Vergl. z. B. Fig. 11—15 Tafel IV.

Für alle diese Faktoren ist nur die auffälligste Art der Äußerung hier angegeben worden. Sie alle äußern sich aber auch in anderer Weise noch. So bewirkt **D** z. B. auch eine Veränderung der Intensität der Färbung, beeinflußt die Verteilung des Ankocyans auf Stengel und Blattstiel usw.

Diese wenigen Faktoren mögen wohl genügen, um das Prinzip zu veranschaulichen. Ich kenne, wie schon erwähnt, eine beträchtlich größere Zahl.

Sie alle sind erst auf Grund von weit über 1000 Kreuzungsversuchen erkannt. Die Faktoren sind also nicht etwas Konkretes, Greifbares, sondern sie sind nur theoretisch erschlossen. Wenn man aber erst einmal durch eine Anzahl von Kreuzungen diese Grundunterschiede hat präzisieren können, dann kann man die verwickeltsten Kreuzungsresultate übersehen, und was wichtiger ist, man kann genau vorhersagen, was das Resultat einer Kreuzung von zwei ihrer Formel nach bekannten Individuen in F_1 und in allen folgenden Generationen sein wird.

Ich bin auf Grund der genauen Kenntnis der Grundunterschiede von *Antirrhinum majus* imstande, ganz ähnlich wie ein Chemiker, der sich aus wenigen Grundstoffen eine ungeheuer große Zahl von Verbindungen herstellen kann, mit Hilfe eines kleinen Satzes von Pflanzen, deren Formel ich genau kenne, irgend eine gewünschte Rasse — d. h. eine gewisse Kombination von Grundunterschieden — jederzeit herzustellen. Auf Grund der genauen Kenntnis der Formel meiner Pflanzen ist es mir möglich, für jede Kreuzung genau vorherzusagen, wie F_1 aussehen wird und was in F_2 alles herausmendeln muß.

Ich will hier nur zwei solche Kreuzungsversuche herausgreifen und zeigen, wie vollkommen übersichtlich durch die Präzisierung der Grundunterschiede die sonst völlig unverständlichen Erblichkeitsverhältnisse bei Kreuzung verschiedener Rassen sind. Ein solcher Versuch ist auf Taf. III abgebildet.

Die beiden in dem Versuche verwendeten P_1-Pflanzen hatten folgende Formeln:

1. Die gelbe Pflanze: **ccffGGddEE** . . . . . [1]).

Sie blühte gelb, weil ihr der Faktor **F** fehlt. Daß die Pflanze **dd** war, konnte man ihr äußerlich nicht ansehen, da dieser Faktor nur eine

[1]) Die Punkte sollen die übrigen hier nicht besprochenen Faktoren andeuten. Beide P_1-Pflanzen waren z. B. **BBAAA$_1$A$_1$A$_2$A$_2$A$_3$A$_3$A$_4$A$_4$SSXXPPAA**.

vorhandene rote Farbe beeinflußt. Daß aber diese Pflanze **dd** in der Formel hatte, war aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Kreuzungsversuchen sicher bekannt. Ebenso war auch durch frühere Kreuzungsversuche schon festgestellt, daß diese gelbe Pflanze **GG** war, was man ihr äußerlich auch nicht ansehen konnte. Bei Kreuzung mit homogen roten Rassen hatte F_1 immer deutlich die picturatum-Färbung gezeigt.

2. Die rote pelorische Pflanze: **CCFFggDDee**.....).

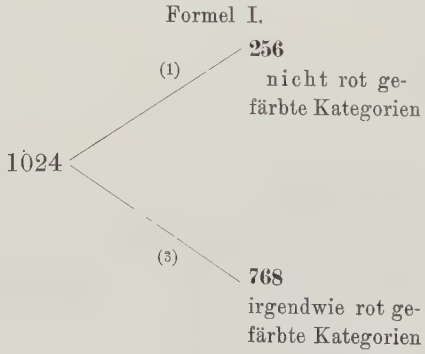
Daß diese Formel zutraf, war ebenfalls aus früheren mit dieser Pflanze vorgenommenen Vererbungs- und Kreuzungsversuchen ganz sicher bekannt.

Die durch die Kreuzung der beiden P_1-Pflanzen entstandene F_1-Pflanze mußte auf Grund der Formel der Eltern die Formel **CcFfGgDdEe** haben, war also heterozygotisch in 5 Faktoren.

Organismen, welche fünffach heterozygotisch sind, bilden $2^5 = 32$ verschiedene Kategorien von Sexualzellen, und diese können sich in $32^2 = 1024$ Kombinationen vereinigen. D. h. wir müssen in der Deszendenz eines solchen selbstbefruchteten Bastardes **1024** Kategorien von Individuen erwarten.

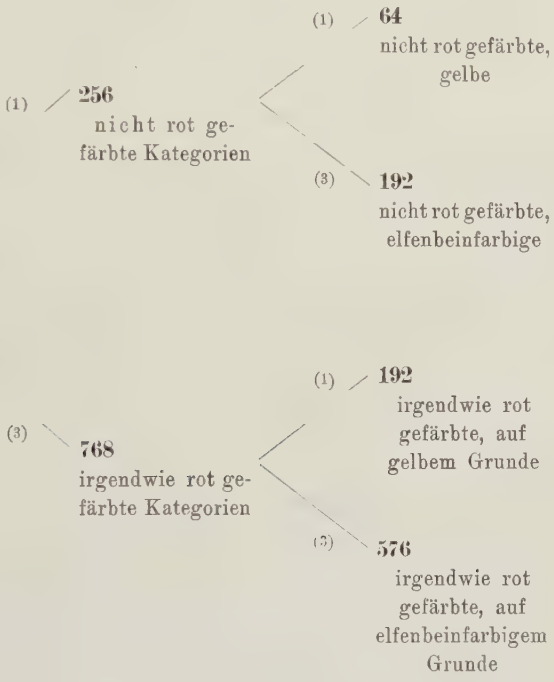
Wie diese verschiedenen Kategorien aussehen, und in welchen Zahlenverhältnissen die äußerlich unterscheidbaren Kategorien auftreten, das könnten wir so feststellen, wie wir es bisher in den früheren Beispielen immer getan haben, wir könnten lege artis kombinieren und alle möglichen Kombinationen in Form des üblichen Quadrates (S. 88 z. B.) aufschreiben. Das wäre aber ein sehr umständlicher Modus, der natürlich nicht mehr zweckmäßig ist, wenn man mit so komplizierten Spaltungen arbeitet. Man geht hier ganz anders vor, und es soll gerade eine Hauptaufgabe dieses Beispiels sein, diese Methode zu zeigen. Man geht in der Weise vor, daß man nacheinander die Faktoren in Rechnung zieht.

Zu erwarten sind, wie gesagt, 1024 Kategorien. Von diesen 1024 Kategorien müssen nun $^1/_4 = 256$ **ff** sein, können deswegen keinerlei rote Färbung zeigen. Wir können also einteilen nach Formel I.



Ziehen wir weiterhin den Faktor **C** in Rechnung, so müssen von den 1024 ebenfalls wieder $^1/_4$ **cc** sein, d. h. gelb oder „auf gelbem Grunde“ die übrigen $^3/_4$ dagegen elfenbein oder „auf elfenbein Grunde“ gefärbt sein. Wir können daher auch sagen, von den 256 nicht roten sind $^1/_4 = 64$ gelb und $^3/_4 = 192$ elfenbein. Von den irgendwie rot gefärbten Kategorien sind entsprechend $^1/_4 = 192$ auf gelbem Grunde, $^3/_4 = 576$ auf elfenbeinfarbigem Grunde gefärbt. Wir können also jetzt die 1024 Kategorien schon eine Stufe weiter teilen (Formel II).

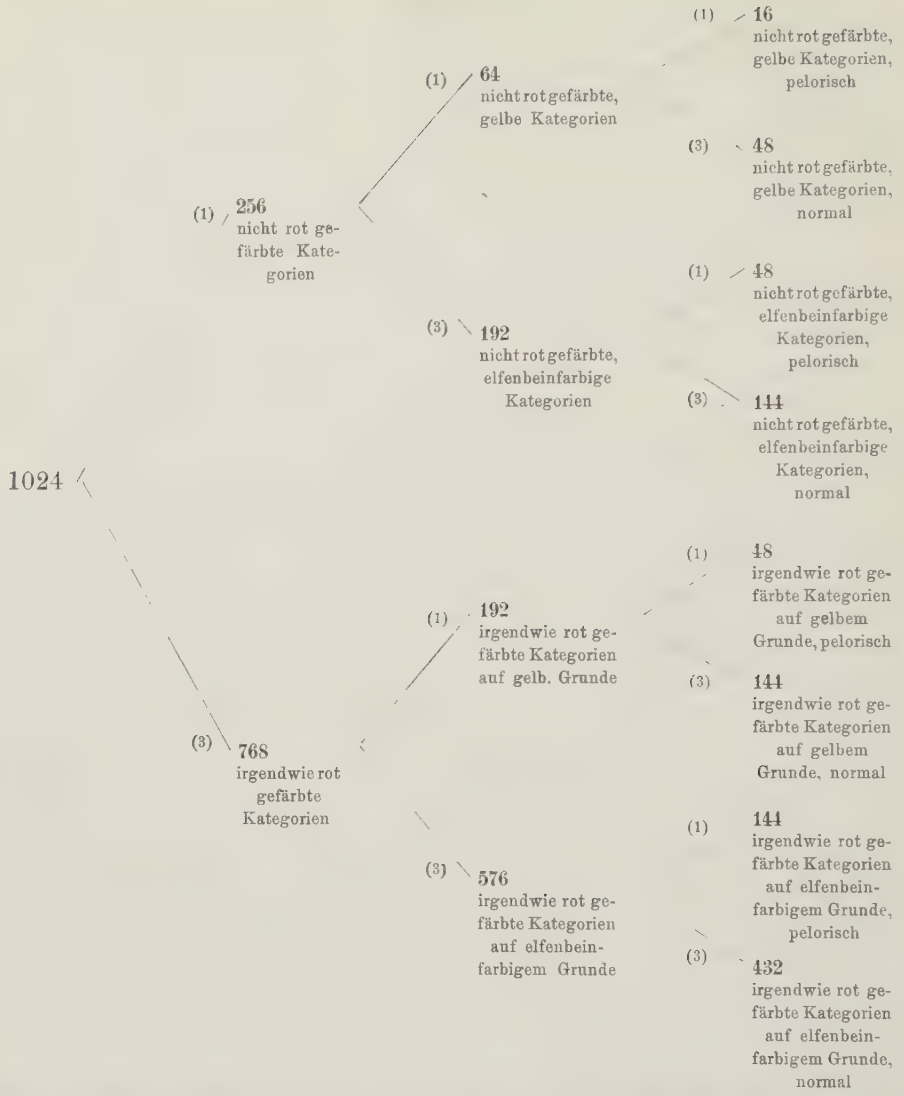
Formel II.



Als nächster Faktor komme jetzt **E**. Auch hier sind wieder $^1/_4$ aller F_1-Pflanzen **ee**, d. h. pelorisch und $^3/_4$ **EE** oder **Ee**, d. h. normal. In dieser Weise folgt eine weitere Teilung der 1024 F_2-Kategorien (Formel III, Seite 118).

Es bleiben jetzt noch die Faktoren **D** und **G** übrig, die sich in den nicht roten Individuen überhaupt nicht äußern, mit anderen Worten, wir haben weitere äußerlich unterscheidbare Kategorien von elfenbeinfarbig und von gelb nicht mehr zu erwarten. Dagegen die irgendwie rot gefärbten Kategorien können noch zwei weitere Male geteilt werden. Zunächst für den Faktor **D**: es werden alle **dd**-Individuen, also $^1/_4$ aller rot gefärbten, eine elfenbeinfarbige Röhre haben.

Formel III.



Wir bekommen dadurch eine weitere Stufe der Aufteilung, wie aus dem nachstehenden endgültigen Teilungsschema (Formel IV) ersichtlich ist. Es bleibt dann nur noch für den Faktor **G** eine weitere Teilung vorzunehmen. Auch hier müssen $^1/_4$ aller rot gefärbten Pflanzen **gg** sein, d. h. homogene Färbung aufweisen. Die entsprechende Teilung der schon bisher unterschiedenen Kategorien ergibt dann jetzt als endgültiges Resultat das in Formel IV dargestellte Bild.

Mit anderen Worten, wir müssen erwarten, daß in F_2 dieser Kreuzung **20** äußerlich verschiedene Kategorien von Löwenmäulern in

der relativen Häufigkeit vorkommen, welche die in () beigefügte Zahl der nachstehenden Tabelle angibt.

F_2-Kategorien:		Theoretische Verhältniszahl, welche die relative Häufigkeit angibt, in welcher derartig gefärbte Individuen gefunden werden müssen:	Theoretisch für die Summe der Versuchspflanzen:	Im Versuch wurden gefunden:
[1]) gelb pelorisch	= Fig. 23[1])	*(16)*	*3,109376*	2
[2]) gelb normal	= Fig. 13	*(48)*	*9,328128*	13
[3]) elfenbeinfarbig pelorisch	= Fig. 22	*(48)*	*9,328128*	12
[4]) elfenbeinfarbig normal	= Fig. 12	*(144)*	*27,984384*	25
[5]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelor., homogen gefärbt	= Fig. 21	*(3)*	*0,583008*	1
[6]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 17	*(9)*	*1,749024*	0
[7]) rot auf gelbem Grunde. rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 19	*(9)*	*1,749024*	2
[8]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 15	*(27)*	*5,247072*	9
[9]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 11	*(9)*	*1,749024*	3
[10]) rot auf gelbem Grunde, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 7	*(27)*	*5,247072*	5
[11]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 9	*(27)*	*5,247072*	5
[12]) rot auf gelbem Grunde, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 5	*(81)*	*15,741216*	15
[13]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 20	*(9)*	*1,749024*	2
[14]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 16	*(27)*	*5,247072*	3
[15]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, homogen gef.	= Fig. 18	*(27)*	*5,247072*	4
[16]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, pelorisch, picturatum	= Fig. 14	*(81)*	*15,741216*	18
[17]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 10	*(27)*	*5,247072*	4
[18]) rot auf elfenbein Grund, elfenb. Röhre, normal, picturatum	= Fig. 6	*(81)*	*15,741216*	20
[19]) rot auf elfenbein Grund rote Röhre, normal, homogen gef.	= Fig. 8	*(81)*	*15,741216*	10
[20]) rot auf elfenbein Grund, rote Röhre, normal, picturatum	= Fig. 4	*(243)*	*47,233648*	46
			Sa.	199

[1]) Auf Tafel III.

Das ist nun (wie die Tabelle zeigt) im Versuch wirklich auch nahezu alles der Fall gewesen. Es traten von den 20 theoretisch erwarteten Kategorien 19 Kategorien auf, nur die Kategorie 6 war nicht vertreten. Diese fehlende Kategorie 6 ist aber in einigen anderen Versuchen auch herausgemendelt, daß sie gerade in dem hier genannten Versuch fehlte, hängt sicher nur damit zusammen, daß doch eine nur relativ kleine Zahl von Individuen (199) herangezogen waren in Anbetracht einer so komplizierten Spaltung. Auch das Zahlenverhältnis, in dem diese verschiedenen Kategorien im Versuch auftraten, stimmt zufällig ganz überraschend gut mit dem theoretisch erwarteten, wie ein Vergleich der beiden letzten Kolumnen der vorstehenden Tabelle zeigt.

Dazu kommt noch, daß in Wirklichkeit die beiden gekreuzten Ausgangsrassen in noch mehr Faktoren verschieden waren, die aber, weil die dadurch bewirkten Färbungsunterschiede schwer beschreibbar und ebenso auch schwer abzubilden sind, hier gar nicht mit besprochen wurden. So war z. B. die rote radiäre Ausgangsrasse **VV** die gelbe zygomorphe **vv**. Dementsprechend zeigten auch die F_1-Pflanzen und $^3/_4$ der rot gefärbten F_2-Pflanzen im durchfallenden Lichte eine deutliche dunkle Aderung.

In natura sieht ein F_2-Beet einer derartigen Kreuzung noch viel bunter aus, als die Tafel andeutet. Das kommt daher, daß auch z. B. die **FF**- und die **Ff**-Pflanzen meist deutlich unterscheidbar sind, wir haben also auch überall unter den als rot gezählten Pflanzen in Wirklichkeit noch rote und blaßrote im Verhältnis von 1 : 2. Ferner sind die **EE**- und die **Ee**-Pflanzen oft auch äußerlich unterscheidbar, die **Ee**-Pflanzen haben im Durchschnitt eine kleinere Oberlippe als die **EE**. Auch die **GG**- und die **Gg**-Individuen kann ein geübtes Auge fast immer unterscheiden. Das macht schon **54** äußerlich verschiedene Sorten von Individuen. Der erste Eindruck, den ein solches F_2-Beet macht, ist der einer ganz hoffnungslos komplizierten Formen- und Farbenmannigfaltigkeit.

Ein zweites solches Kreuzungsbeispiel ist auf Taf. IV dargestellt. In diesem Versuch wurde die gleiche rote radiäre Sippe als die eine P_1-Sippe verwendet wie in dem eben besprochenen Beispiel, ihre Formel war, wie teilweise schon mitgeteilt: **BBCC𝔄𝔄FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$llAADD SSXXggeePPVV**. Die andere P_1-Sippe (Taf. IV, Fig. 2) war eosinrosarücken auf elfenbein Grund, weißröhrig, (Delila), zygomorph und hatte die Formel: **BBCC𝔄𝔄FF$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_1\mathfrak{A}_1$llaaddssXXggEEPPvv**. Die F_1-Bastarde waren, wie zu erwarten war, rot auf elfenbein Grund, ganz gefärbt, zygomorph und ließen im durchfallenden Lichte deutlich die dunkle Aderung erkennen. (Taf. IV, Fig. 3.) Aus diesen F_1-Pflanzen wurde mittels Selbstbefruchtung eine zahlreiche F_2-Generation heran-

gezogen, die auf Taf. IV in Fig. 4—27 abgebildet ist. Die F_1-Pflanzen hatten, wenn wir der Einfachheit halber nur die Faktoren aufzählen, in denen sie heterozygotisch waren, die Formel: **Aa Dd Ss Ee Vv** waren also fünffach heterozygotisch. Da hier überall fast völlige Dominanz vorliegt, waren somit für F_2 die in Tabelle Seite 122 dargestellten 32 verschiedenen Typen zu erwarten und traten auch auf.

Ein Blick auf die Tabelle zeigt, wohl ohne daß eine weitere Besprechung nötig wäre, die weitgehende Übereinstimmung zwischen der Theorie und dem empirischen Befunde.

Diese zwei Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, wie übersichtlich alle diese auf den ersten Blick hoffnungslos verwickelt aussehenden Spaltungserscheinungen bei Rassenkreuzungen werden, wenn man erst einmal sich über die den Sortenunterschieden zugrunde liegenden wenigen mendelnden Grundunterschiede klar ist.

Das hier zuletzt analysierte Beispiel einer Löwenmaulkreuzung ist eines meiner einfachsten. Ich will aber hier auf eine zeitraubende Besprechung von komplizierten Kreuzungen nicht eingehen, sondern nur noch einmal betonen, daß in analoger Weise sich auch die verwickelsten Fälle glatt verstehen lassen.

Je mehr man eine Spezies durch zahlreiche Rassenkreuzungen analysiert, desto klarer und deutlicher lassen sich die mendelnden Grundunterschiede erkennen, die in immer wieder anderen Kombinationen die Rassenunterschiede bedingen.

Diese Grundunterschiede oder „Erbeinheiten", sind keineswegs definitive „Einheiten", sondern immer nur rein temporäre. Über diesen Punkt müssen wir uns ganz klar sein und auf die Besprechung dieser Frage wollen wir jetzt zunächst eingehen. Es erleichtert wohl am meisten das Verständnis der Sachlage, wenn wir uns einmal überlegen, wie wir überhaupt dazu kommen, eine solche „Erbeinheit" zu formulieren. Zu dem Zweck wollen wir bei unserm alten Schulbeispiel *Antirrhinum* bleiben. Wir wollen einmal hören, auf welche Weise die mendelnden Erbeinheiten der Blütenform erkannt worden sind. Das wird hoffentlich dann das Prinzip sofort erkennen lassen.

Es ist uns schon bekannt, daß es Rassen mit radiären Blüten gibt, die, mit normalen Rassen gekreuzt, regelrecht aufmendeln. Eine solche Beobachtung führt natürlich dazu, eine „Erbeinheit" zu formulieren, die heißt „Fähigkeit zur Bildung normaler Blüten". Rassen, die diese Fähigkeit nicht haben, blühen radiär pelorisch. Diese Erbeinheit haben wir **E** genannt. Nun gibt es aber auch Rassen mit noch anderen Blütenformen, z. B. eine Rasse mit Blüten, wie die in Fig. 28c abgebildete. Kreuzt man diese mit Rassen mit normalen Blüten, so ist auch

Tabelle

				gefunden	zu erwarten	zu erwarten für 632 Pflanzen	Taf. IV, Fig.
S A V E D	Fuchsin-rot, mit Adern, zygomorph,		gefärbte Röhre	199	*(243)+(81)=324*	*200, 88*	4
S A V E d	desgl.	„	ungefärbte „	64	*(81)+(27)=108*	*66, 96*	5
S A V e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	81	*(81)+(27)=108*	*66, 96*	6
S A V e d	desgl.	„	ungefärbte „	35	*(27)+(9)= 36*	*22, 32*	7
S A v E D	Fuchsin-rot, ohne Adern, zygomorph,		gefärbte „	mit den entsprechenden Kategorien mit Adern zusammen gezählt			
S A v E d	desgl.	„	ungefärbte „				
S A v e D	desgl.	radiär,	gefärbte „				
S A v e d	desgl.	„	ungefärbte „				
S a V E D	Eosin-rot, mit Adern, zygomorph,		gefärbte „	77	*(81)+(27)=108*	*66, 46*	8
S a V E d	desgl.	„	ungefärbte „	23	*(27)+(9)= 36*	*22, 32*	9
S a V e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	15	*(27)+(9)= 36*	*22, 32*	10
S a V e d	desgl.	„	ungefärbte „	8	*(9)+(3)= 12*	*7, 44*	11
S a v E D	Eosin-rot, ohne Adern, zygomorph,		gefärbte „	mit den entsprechenden Kategorien mit Adern zusammen gezählt			
S a v E d	desgl.	„	ungefärbte „				
S a v e D	desgl.	radiär,	gefärbte „				
S a v e d	desgl.	„	ungefärbte „				
s A V E D	Fuchsin geadert, zygomorph,		gefärbte „	33	*(81)*	*50, 22*	12
s A V E d	desgl.	„	ungefärbte „	17	*(27)*	*16, 74*	13
s A V e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	24	*(27)*	*16, 74*	14
s A V e d	desgl.	„	ungefärbte „	3	*(9)*	*5, 58*	15
s A v E D	Fuchsin rosarücken, zygomorph,		gefärbte „	21	*(27)*	*16, 74*	16
s A v E d	desgl.	„	ungefärbte „	5	*(9)*	*5, 58*	17
s A v e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	1	*(9)*	*5, 58*	18
s A v e d	desgl.	„	ungefärbte „	1	*(3)*	*1, 86*	19
s a V E D	Eosin geadert, zygomorph,		gefärbte „	8	*(27)*	*16, 74*	20
s a V E d	desgl.	„	ungefärbte „	7	*(9)*	*5, 58*	21
s a V e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	1	*(9)*	*5, 58*	22
s a V e d	desgl.	„	ungefärbte „	1	*(3)*	*1, 86*	23
s a v E D	Eosin rosarücken, zygomorph,		gefärbte „	3	*(9)*	*5, 58*	24
s a v E d	desgl.	„	ungefärbte „	2	*(3)*	*1, 86*	25
s a v e D	desgl.	radiär,	gefärbte „	2	*(3)*	*1, 86*	26
s a v e d	desgl.	„	ungefärbte „	1	*(1)*	*0,62*	27
				Sa. 632			

hier F_1 nahezu normal, und F_2 besteht aus $^3/_4$ Pflanzen mit normalen Blüten und $^1/_4$ Pflanzen, die Blüten haben wie Fig. 28c. Diese Beobachtung zwingt uns zu der Annahme, daß die normale zygomorphe Form der Blüte doch nicht bloß von einer Erbeinheit abhängt, sondern mindestens noch von einer zweiten, deren Fehlen eben die in Fig. 28c abgebildete Blütenform bedingt. Jetzt ist die Frage, wie müssen diese beiden Erbeinheiten der Blütenform formuliert werden? Das ist erst festzustellen durch eine weitere Kreuzung, nämlich durch die Kreuzung der zuerst bekannten pelorischen radiären Rasse mit dem in Fig. 28c abgebildeten Schlitzer. Eine derartige Kreuzung ergibt in F_1 nun eine rein zygomorphe Blütenform und in F_2 eine Aufspaltung in 9 Teile zygomorphe Blüten, 3 Teile Schlitzer, 4 Teile radiäre Pelorien. Damit ist die Formulierung der beiden Erbeinheiten ermöglicht. Wir können jetzt unterscheiden:

1. Eine Erbeinheit — schon früher mit **E** bezeichnet: Fähigkeit zygomorphe Blüten auszubilden, deren weitere Form im einzelnen aber noch von einer anderen Erbeinheit, die wir etwa **O** heißen wollen, abhängt. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **E** nicht enthalten, blühen radiär pelorisch.
2. Eine Erbeinheit **O**: Fähigkeit, die durch das Vorhandensein von **E** ermöglichten zygomorphen Blüten in ganz normaler Weise auszubilden. Alle Pflanzen, die diese Erbeinheit **O** nicht enthalten, haben zwar zygomorphe Blüten aber nicht normale Blütenform, sondern die Schlitzerform von Fig. 28c.

Wir können jetzt auch sagen, Pflanzen mit konstant völlig normalen zygomorphen Blüten haben die Formel **EEOO**, die alte radiäre pelorische Rasse ist **eeOO** und die in Fig. 28c abgebildete Rasse ist **EEoo**. **eeoo**-Pflanzen sind radiäre Pelorien, die aber deutlich durch eine weitere Teilung der Zipfel der Blumenblätter von den **eeOO**-Pflanzen verschieden sind.

Also so lange wir nichts von der in Fig. 28c abgebildeten Rasse wußten, hatten wir auch keine Ahnung, daß das bis dahin angenommene einzige „Gen“ der Blütenform nicht Einheitliches sei, sondern daß zwei Gene vorliegen, d. h. die Erkennung einer „Erbeinheit“ ist nur dann möglich, wenn wir eine Rasse finden, welche diese Erbeinheit nicht enthält.

Es muß eben, wie vorhin S. 111 bereits, immer wieder betont werden, daß das, was wir als Gen bezeichnen, nicht eine bestimmte Eigenschaft ist, sondern nur ein Unterschied. Aus diesem Grunde ist auch die Bezeichnung Grundunterschied vorzuziehen. Die Spaltungsgesetze lehren uns eben nichts über die Vererbungsweise von „Eigenschaften“, sondern nur über die Vererbungsweise von Unterschieden in den Eigenschaften zweier Sippen.

In ähnlicher Weise wie *Antirrhinum majus* sind auch viele andere Pflanzen und vor allem eine kleine Fliege *Drosophila melanogaster* heute schon auf ihre Grundunterschiede hin analysiert.

Ganz leidlich untersucht sind auch einige Nagetiere, wie Maus, Kaninchen und Meerschweinchen.

Eigentümlich ist, daß im wesentlichen die gleichen Grundunterschiede (Faktoren, Gene) sich bei allen diesen Nagern, bei der Maus z. B. ebenso wie beim Kaninchen ergeben haben. Einige solche Grundunterschiede kennt man bisher nur von der Maus, einige andere nur vom Kaninchen, aber die meisten gelten für beide Tiere.

Daß zwischen einer weißen rotäugigen **aa**-Maus und einer gefärbten **AA**-Maus der Unterschied genau der gleiche ist wie zwischen einer weißen rotäugigen Ratte[1]) und einer entsprechend gefärbten Ratte wäre natürlich nur feststellbar durch eine Kreuzung der beiden Arten, es müßte dann die Kreuzung einer weißen Ratte mit einer weißen Maus weiße rotäugige Tiere geben. Diese Kreuzung wäre zwar technisch möglich — mit Hilfe von künstlicher Befruchtung, (Iwanoff) — ist aber bisher nicht ausgeführt worden.

Für die Kaninchen kennen wir heute bereits eine lange Reihe von Erbfaktoren. Einige davon seien hier im einzelnen aufgeführt:

Ich stütze mich dabei im wesentlichen auf die Untersuchungen von Castle, Hurst und Punnett, sowie vor allem auf die von E. Pap bearbeiteten Versuche aus meinem Institut.

A Grundfaktor für Pigmentbildung. Alle **aa** Tiere haben weiße Haare, pigmentlose Haut und rote (pigmentlose) Augen. Für sich allein d. h. vor allem ohne die Faktoren **X** und **B** bedingt **A** eine ganz schwache Pigmentierung. **AAxx** Tiere haben zwar noch rein weiße Haare aber nicht rote, sondern **blaue** Augen. **AAxx**-Tiere z. B. die „weißen Wiener Kaninchen".

X Zweiter Faktor für Farbstoffbildung **AAxxbb** Tiere haben, wie eben gehört, weiße Haare und blaue Augen. **AAXXbbcc** Tiere haben gelbe Haare und dunkle Augen.

B Verändert die durch **A** und **X** ermöglichte gelbe Haarfarbe zu einem fahlen Braun. Ein Kaninchen von der Formel **aaXXBB** oder **aaxxBB** ist weiß, rotäugig, ein Kaninchen von der Formel **AAxxBB** ist weiß mit blauen Augen, dagegen ein Tier von der Formel **AAXXBB** ist fahlbraun. **B** wirkt also nur mit **A** und **X** zusammen.

[1]) Unter „Ratte" ist immer *Mus decumanus* die „Wanderratte" verstanden.

C Verändert die durch **A**, **X** und **B** verursachte braune Haarfarbe in „blau“. Gegenwart von **A**, **X** und **B** ist also Voraussetzung dafür, daß **C** wirksam werden kann. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXBBCC** ist blau, eins von der Formel **AAXXbbCC** dagegen gelb usw.

D Macht die durch die vorhergenannten Faktoren bedingte Farbe intensiver. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXBBCCDD** ist schwarz, eins von der Formel **AAXXBBCCdd** dagegen „blau“, eins von der Formel **AAXXBBccDD** ist braun („Havanna“-Kaninchen in der Bezeichnung der deutschen Züchter), eins von der Formel **AAXXBBccdd** dagegen ist fahlbraun, „silver fawn“ in der Terminologie der englischen Liebhaber.

G Der „Wildfarbigkeits-Faktor“, bedingt, daß die Haare nicht in ihrer ganzen Länge gleichmäßig gefärbt sind, sondern daß jedes Haar zonenweise abwechselnd hell und dunkel gefärbt ist. Diese Haarzeichnung bedingt die „Wildfarbe“. Je nach der übrigen Formel ist die Färbung sehr verschieden. Ein Tier von der Formel **AAXXBBCCDDGG** hat die Farbe der wilden Kaninchen. Ein Tier von der Formel **AAXXBBccDDGG** ist braun, aber mit dem „Wild“-Charakter usw. Sehr hübsch ist die Farbe von **AAXXBBCCddGG**-Kaninchen, die blau-wildfarbig genannt werden.

H Ein weiterer Verdunkelungsfaktor. Deutlich äußert sich dieser Faktor nur in braunen, blauen und wildfarbigen Tieren. **HH** sind z. B. die sehr dunkelblauen „blauen Wiener Kaninchen“.

K Ein Scheckungsfaktor. **K** bewirkt, daß die durch die übrigen Faktoren bedingte Färbung nur fleckenweise verteilt auftritt. Vergl. Fig. 26b. Die Tiere sind je nach ihrer übrigen Formel auf weißem Grunde schwarz, blau, wildfarbig usw. gescheckt.

M **mm**-Tiere, die ihrer übrigen Formel nach schwarz sein sollten, sind schwarzgefleckt auf gelbem Grunde. Entsprechende **GGmm**-Tiere sind wildfarbig gefleckt auf gelb-wildfarbigem Grunde. Die entsprechenden **dd**-Tiere sind blau gescheckt auf fahlgelbem Grunde. **mm**-Tiere sind z. B. die „Japaner Kaninchen“. Sind solche Tiere gleichzeitig noch **K**, so sind sie schwarz — gelb — weiß gescheckt.

N **nn**-Tiere haben die durch die übrigen Faktoren bedingte Haarfärbung nur an den Ohren, den Nasen, den Pfoten und dem Schwanz (vergl. Fig. 41) und sind im übrigen weiß behaart und rotäugig. Man heißt so gefärbte Tiere bei den Kaninchen russisch gefärbt. Der Faktor **N** ist unilokal (vergl. Vorlesung IX) mit **A**.

O Ein Faktor, der ebenfalls eine eigentümliche Verteilung der Haarfärbung bewirkt. Ein Kaninchen von der Formel **AAXXBBccDDEEoo** ist schwarz. Eines von der gleichen Formel aber mit **OO** oder **Oo**

ist „schwarzloh"-farbig, d. h. im wesentlichen schwarz mit lohfarbigen Haaren an den Flanken, an den Ohren und Beinen, und lohfarbigen Flecken über den Augen (vergl. Fig. 26a). (Schwarzloh ist eine Färbung, die besonders häufig auch bei Dachshunden und einigen anderen Hunderassen vorkommt.) Entsprechend der Schwarzloh-Färbung gibt es auch eine Blauloh-Färbung (mit **dd** in der Formel) und eine Braunloh-Färbung (mit **cc**). Der Faktor **O** ist unilokal mit **G** (vergl. Vorlesung IX).

P Alle **Pp**- oder **PP**-Tiere haben zwischen den im übrigen ihrer Formel entsprechend gefärbten Haaren einzelne weiße Haare ein-

Fig. 41. „Russisch" gefärbtes Kaninchen. Die Farbe, in diesem Falle schwarz, sitzt nur an Nase, Ohren, Schwanz und Beinen. Augen rot. Erwachsene Tiere sind am Körper rein weiß behaart, junge Tiere zeigen mehr oder weniger deutlich die Spitzen der Haare auch in den später weißen Körperteilen etwas gefärbt. Entsprechend den schwarzen „Russen" gibt es auch gelbe, braune, blaue, wildfarbige usw., gefärbt sind aber immer nur Ohren, Nase und Beine.

gesprengt, sind „silberig". Diese „Silberung"[1]) tritt erst an etwa 6—8 Wochen alten Tieren auf und ist erst nach etwa $^3/_4$ Jahren völlig ausgebildet. Die Intensität der Silberung wird durch eine ganze Reihe von wenig bekannten andern Faktoren beeinflußt. Vielleicht spielt hier auch eine Reihe „gleichsinniger" Faktoren (vergl. Vorlesung VIII S. 135) mit.

Q Ein Faktor, der zusammen mit **A**, **X**, **B**, und **G**! schwarze Tiere gibt. Das Schwarz dieser Tiere dominiert über wildfarbig, während das Schwarz von Kaninchen mit der Formel **AAXXBBCCDDgg** rezessiv gegen wildfarbig ist. Tiere mit diesem dominanten

[1]) Die offenbar der Schimmelung der Pferde entspricht.

Schwarz zeigen am Bauch eine leise Andeutung von Wildfarbigkeits-Zeichnung, sind also von den rezessiv schwarzen Tieren unterscheidbar.

S, T, U usw. Eine Serie von Faktoren, welche bei den Kaninchen die sogenannte „Holländer"-Zeichnung beeinflussen (vergl. Fig. 31c[1]).

V Ein Faktor, der besonders in der Form der Haare sich äußert, alle **vv**-Tiere haben lange — Angora — Haare (vergl. Fig. 25b).

Eine weitere Anzahl von Faktoren beeinflußt besonders auffällig die Körpergröße, andere beeinflussen die Ohrlänge, die Haltung der Ohren usw.

Mit Hilfe dieser Faktoren ist es leicht, die Resultate der Kreuzungen zu verstehen, die mit Kaninchen ausgeführt worden sind. Schwierigkeiten machte es nur häufig, zu erkennen, was für Färbungen die einzelnen Autoren mit den von ihnen gewählten Bezeichnungen meinen, und vor allem sind manche Farbenkategorien einander ungemein ähnlich, so daß sie sehr schwer zu erkennen sind, und offenbar häufig von den Autoren verwechselt wurden.

Mit Hilfe dieser einmal erkannten Grundunterschiede ist es auch ohne weiteres möglich, die verwickeltsten Kaninchenkreuzungen zu verstehen und das Ergebnis von Kreuzungen vorherzusagen. Es ist merkwürdig, wie wenig die praktischen Kaninchenzüchter von allem dem wissen, und dabei hat die Kenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten gerade für die Fellkaninchenzucht die größte Wichtigkeit.

Ein drittes Beispiel von komplizierten Vererbungserscheinungen, die durch systematische Kreuzungsanalyse klargelegt sind, wollen wir Batesons und seiner Mitarbeiter Versuchen mit Hühnern entnehmen. Hühnerrassen gibt es bekanntlich ebenso viele verschiedene als etwa Rassen vom Gartenlöwenmaul. Eine genaue Analyse, eine Zurückführung der Rassenunterschiede auf eine kleine Zahl Erbeinheiten ist hier aber noch nicht sehr weit gediehen. Versuche mit Hühnern sind eben sehr viel mühsamer und vor allem kostspieliger als Versuche mit Pflanzen. Daß es sich aber auch hier fast ausschließlich um mendelnde Unter-

[1]) Diese Faktoren **S, T, U** usw. sind „gleichsinnig wirkende Faktoren" (vergl. S. 135). Ein Tier mit der Formel **SSTTUU** ist am ganzen Körper gefärbt (je nach seiner übrigen Formel), zeigt also keine Spur von der „Holländer"-Zeichnung. Tiere, denen einer oder einige von diesen Faktoren fehlen, haben die weißen, für die Holländer-Kaninchen charakteristischen Flecken (Fig. 31) größer oder kleiner ausgebildet. Es gibt von Holländer-Kaninchen eine lange fließende Reihe von Tieren mit nur einigen weißen Zehen und einem weißen Fleck auf der Nase bis zu Tieren, die bis auf einige Flecken um die Augen und an der Schwanzwurzel weiß sind.

schiede handelt, ist wohl kaum mehr zweifelhaft. Freilich fertig analysiert sind bisher nur einige Einzelheiten, und eine solche ist die Kammform der Hähne. Die verschiedenen Kammformen sind in Fig. 42 dargestellt. Nach BATESON und seinen Mitarbeitern liegen diesen verschiedenen vier Kammformen im wesentlichen zwei Gene zu-

Fig. 42. Kammform der Hähne (nach BATESON).
a Einfacher Kamm; b Erbsenkamm; c Walnußkamm; d Rosenkamm.

grunde, die wir mit ihm **R** und **P** heißen wollen. Die Sachlage ist folgende:

Alle Tiere, die keines von diesen beiden Genen enthalten, d. h. alle **rrpp**-Tiere haben den gewöhnlichen einfachen Kamm (Fig. 42a).

Alle Tiere, welche wenigstens einmal den Faktor **R**, aber nicht den Faktor **P** enthalten, weisen den in Fig. 42d dargestellten Rosenkamm auf. Das wären also die Tiere mit den Formeln **Rrpp** und **RRpp**.

Alle Tiere, welche wenigstens einmal **P**, aber nicht **R** enthalten, die **rrPp-** und **rrPP**-Tiere haben einen Erbsenkamm wie Fig. 42b.

Alle Tiere, welche wenigstens je einmal beide Faktoren enthalten, die **RrPp-**, die **RRPp-**, und die **RrPP-** und die **RRPP**-Tiere, haben den Walnußkamm Fig. 42c.

Ermittelt wurden diese und eine Reihe anderer Erbeinheiten auch hier natürlich erst durch sehr zahlreiche Kreuzungsversuche, bei denen im ganzen über 12500 Hühner gezüchtet und registriert werden mußten!

Weitere Beispiele von solchen mehr oder weniger weit durchgeführten hybridologischen Analysen will ich hier nicht besprechen. Bekannt ist eine Unmenge von Einzelheiten über die verschiedenen Tier- und Pflanzenspezies, aber nur sehr wenige Arten sind einigermaßen eingehend und systematisch durchforscht. Wer sich für die Erblichkeitsverhältnisse in einer bestimmten Organismengruppe interessiert, der sei auf die Spezialliteratur verwiesen.

Vorlesung VIII

Beziehung zwischen Erbeinheiten und Außeneigenschaften. — Einwirkung zahlreicher Erbeinheiten auf eine Außeneigenschaft. — Anderweitige Störungen der einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse

Schon in der letzten Vorlesung hatten wir gehört, daß die mendelnden Erbfaktoren und die äußerlich an den Organismen erkennbaren Eigenschaften ganz verschiedene Dinge sind. Eine „Eigenschaft" wird stets mehr oder weniger stark beeinflußt von vielen Faktoren, und ein und derselbe Faktor äußert sich in ganz verschiedenen Eigenschaften.

In manchen Fällen ist es leicht einzusehen, wieso eine Anzahl scheinbar ganz verschiedener Eigenschaften in dieser Weise kausal zusammenhängen. So läßt sich bei dem jetzt schon mehrfach erwähnten Beispiele der weißen Löwenmäulchen der ganze Eigenschaftskomplex, der die **bb**-Pflanzen von den **BB**- oder **Bb**-Pflanzen unterscheidet, darauf zurückführen, daß die **bb**-Pflanzen einen bestimmten Stoff nicht ausbilden können, der sowohl für die Entstehung der Blütenfarbe wie für die Ausbildung der Farbe der Chromatophoren nötig ist. Eine **bb**-Pflanze muß also nicht rot blühen, nicht normale Blattfarbstoffe ausbilden und aus diesem letzten Grunde nun aber auch ein gehemmtes Wachstum und eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Pilzkrank-

heiten aufweisen. Diese scheinbar so verschiedenen Dinge, wie Blütenfarbe, Wüchsigkeit, Widerstandsfähigkeit gegen Pilze, hängen also hier doch ganz einfach kausal zusammen.

Ohne weiteres ist es auch verständlich, wenn man sieht, daß bei den höheren Tieren und besonders beim Menschen ein ganzer Eigenschaftskomplex, der auf bestimmten inneren Sekretionswirkungen — „Hormonenwirkungen" — beruht, erblich zusammenbleibt. Ein erblicher Defekt der Schilddrüse oder der Hypophyse bedingt Veränderungen in allen möglichen verschiedenen Organen.

So leicht wie hier werden wir freilich nur in wenigen Fällen erkennen können, warum gerade ein Grundunterschied, d. h. ein Unterschied im Idioplasma sich in einer ganzen Reihe von verschiedenen Eigenschaften des fertigen Organismus äußert.

Beispiele dieser Art, wo zwei oder mehrere scheinbar gänzlich heterogene Rassenverschiedenheiten immer beisammen bleiben, also offenbar dieselbe idioplasmatische Ursache haben, kennen wir bereits in großer Zahl. Wir haben eine ganze Reihe von Fällen in den letzten beiden Vorlesungen schon besprochen. Es sei noch einmal daran erinnert, daß bei den Kaninchen der Faktor **A** „Fähigkeit zur Bildung von Pigment" sich nicht bloß in der Haarfarbe, sondern auch in der Hautfarbe und in der Augenfarbe äußert. Ferner aber sind alle **aa**-Tiere wesentlich weniger widerstandsfähig gegen allerhand Infektionskrankheiten.

Ähnliches gilt, wie schon mehrfach betont wurde, für die Erbfaktoren, welche wir von *Antirrhinum* kennen.

Es zeigt sich, daß dieselben Erbfaktoren, welche die Bildung des roten Zellsaftes in den Blumenblättern beeinflussen, maßgebend sind für die Bildung von rotem Zellsaft auch in anderen Teilen der *Antirrhinum*-Pflanze. Die Kreuzungsversuche ergeben mit absoluter Sicherheit, daß alle Pflanzen, die z. B. den Faktor **B** (Grundlage für alle Blütenfarbe überhaupt) nicht enthalten, auch nie roten Zellsaft in irgendwelchen andern Teilen der Pflanze bilden. Ebenso wie das Vorhandensein der Faktoren **B**, **A** und **F** unbedingte Voraussetzung dafür ist, daß irgend welche rote oder rötliche Blütenfärbung erfolgt, ebenso ist auch das Vorhandensein dieser drei Faktoren Voraussetzung dafür, daß überhaupt in irgendwelchen Organen der Pflanzen roter Zellsaft auftritt. Man kann also schon an der Farbe der Keimpflanzen sehen, ob bestimmte Erbfaktoren, die sich besonders auffällig dann freilich erst in der Blütenfarbe äußern, in ihnen enthalten sind oder nicht.

In ähnlicher Weise ist auch leicht festzustellen, daß die gleichen Faktoren, welche die Form der Blumenblätter beeinflussen, sich auch ui der Form der Früchte äußern, das zeigt sehr schön die Fig. 43.

Fehlt der Faktor E in einer Löwenmaulpflanze, so bedingt das eine radiäre Form der Blüte und auch in gleicher Weise eine radiäre Form des Fruchtknotens.

Wir wissen ferner, daß bei den Kaninchen — und auch bei allen andern bisher untersuchten Nagern — der Faktor, welcher die Wild-

Fig. 43. Blüte und Fruchtknoten einer EE-Rasse — die Fig. 1 und 1a — und einer ee-Rasse — die Fig. 2 und 2a — von *Antirrhinum*.
Der gleiche Faktor äußert sich in der Form der Blumenblätter und in der Form des Fruchtknotens.

farbe hervorruft (vergl. S. 125), auch bedingt, daß die betreffenden Tiere einen weißen Bauch und eine weiße Unterseite des Schwänzchens haben. Alle Kaninchen ohne den Wildfarbigkeitsfaktor haben einen dunkel, blaugrau usw. je nach ihrer Formel, gefärbten Bauch.

Ganz besonders lehrreich ist ein von NILSSON-EHLE beschriebener Fall beim Hafer.

Fig. 44a und b stellt Ährchen zweier Hafersippen dar, die, wie ein Vergleich zeigt, sich im Vorkommen und in der Form der Grannen und in der Stärke der Behaarung sehr deutlich unterscheiden; auch in der Brüchigkeit der Ähren besteht ein Unterschied. Trotzdem sind diese beiden Sippen nur in einem einzigen Faktor verschieden, das hat NILSSON-EHLE durch zahlreiche Versuche festgestellt. F_1 ist nämlich ungefähr eine Mittelbildung (Fig. 44c) und F_2 besteht nur wieder aus $^1/_4$ Pflanzen wie Fig. 44a, $^1/_4$ wie Fig. 45b und $^2/_4$ Bastarden wie Fig. 45c, aber **alle** Pflanzen, die gebogene Grannen an beiden Blüten haben, sind auch behaart und haben starkbrüchige Ährchen usw.

Fig. 44. a und b Ährchen zweier nur in einer Erbeinheit verschiedenen Hafersippen. Diese eine Erbeinheit äußert sich im Vorkommen und in der Form der Grannen, in der Behaarung und außerdem auch noch in der Brüchigkeit der Ähren. c Ährchen einer in dieser Erbeinheit heterozygotischen Pflanze. (Nach Original-Exemplaren von NILSSON-EHLE gezeichnet.)

Das, was man unter dem freilich sehr vielsinnigen Worte „Correlation zweier oder mehrerer Merkmale" versteht, beruht häufig auf einer derartigen „Äußerung eines Grundunterschieds in zwei oder mehr verschiedenen Außenmerkmalen". Ich werde das Wort Correlation, das von den Züchtern auch für ganz prinzipiell andersartige Dinge gebraucht wird, nicht anwenden, es ist einer von den Begriffen, die jetzt im Lichte der neueren Forschung in Auflösung begriffen sind.

Viel schwerer zu erkennen war der Zusammenhang in einem Falle, den Miss SAUNDERS (Rep. Evol. Com.) aufgeklärt hat. Dieser Fall ist so instruktiv in jeder Hinsicht, daß wir ihn etwas näher besprechen wollen.

Es gibt von den Levkoien (*Matthiola annua*) eine große Anzahl von miteinander kreuzbaren Sippen, die sich in Blütenfarbe, Haarigkeit der Blätter, Blütenform usw. unterscheiden. Mit diesen Levkoien-Sippen hat zuerst CORRENS und weiterhin auch Miss SAUNDERS in großem Maßstabe experimentiert. Speziell für die Haarigkeit wurden sehr absonderliche Erblichkeitsverhältnisse gefunden, und es zeigte sich bald, daß zwischen der Vererbung der Haarigkeit und der Vererbung der Blütenfarbe eigentümliche, zunächst unverständliche Beziehungen bestanden.

Ich will in der Weise vorgehen, daß ich gleich das Endergebnis der Versuche von Miss SAUNDERS vorwegnehme, und dann an der Hand des so gefundenen Schlüssels die Versuche schildere.

Die Sachlage ist danach die, daß die Blütenfarbe und Behaarung der Levkoien abhängt von vier Faktoren, heißen wir sie etwa **A**, **B**, **C** und **D**, die folgendermaßen definiert werden können:

A Grundfaktor der Farbe, bedingt für sich allein (ohne **B**) eine blaßgelbliche Farbe. Pflanzen ohne diesen Faktor haben weiße Blüten.

B 2. Faktor für rote Farbe, nur wirksam in Gegenwart von **A**.

C Faktor für Modifikation von rot in violett.

D Faktor für Ausbildung von Haaren auf den Blättern, nur wirksam in Gegenwart von **A** und **B**.

Führt man Kreuzungen mit verschiedenen Sippen von Levkoien aus, so scheinen zunächst die Ergebnisse der einzelnen Versuche einander direkt zu widersprechen. Mit Hilfe der eben genannten vier Erbeinheiten **A**, **B**, **C** und **D** werden freilich die Resultate völlig verständlich.

Wir wollen z. B. einmal eine Kreuzung ausführen zwischen einer unbehaarten weißen Pflanze von der Formel **aaBBCCDD** und einer unbehaarten gelblichen von der Formel **AAbbCCDD**.

F_1 hat dann die Formel **AaBbCCDD**. Die F_1-Pflanzen sind alle violett und behaart, und zwar violett, weil sie sowohl **A** wie **B** und **C** enthalten, und behaart, weil sie ja **A** wie **B** und **D** enthalten. Die aus Selbstbefruchtung dieser P_1-Pflanzen gewonnene F_2-Generation zeigt nun eine sehr eigenartige Spaltung in 9 Teile violett haarig, 3 Teile gelb kahl, und 4 Teile weiß kahl. Im einzelnen ist diese Spaltung in dem nachstehenden Schema (Seite 134) analysiert.

Wir haben danach auch theoretisch dieses gefundene Verhältnis zu erwarten. In diesem Falle sind alle violetten Pflanzen, welche hier in F_2 herausmendeln, haarig, alle gelben und weißen kahl.

Andere Kreuzungen geben aber auch unter den violetten Pflanzen zwei Kategorien, nämlich haarige und kahle. Ein solcher Kreuzungsversuch ist auf S. 135 noch mitgeteilt und zwar gleich in der Form des üblichen Schemas.

Hier treten demnach in F_2 folgende Kategorien auf: 9 Teile violett haarig, 3 Teile violett kahl, und 4 Teile weiß kahl.

Auf Grund der S. 133 angegebenen mendelnden Faktoren sind alle diese und zahlreiche andere Kreuzungsversuche ohne weiteres verständlich.

AABBCCDD violett haarig	AAbBCCDD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aAbBCCDD violett haarig
AABbCCDD violett haarig	AAbbCCDD gelb kahl	aABbCCDD violett haarig	aAbbCCDD gelb kahl
AaBBCCDD violett haarig	AabBCCDD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aabBCCDD weiß kahl
AaBbCCDD violett haarig	AabbCCDD gelb kahl	aaBbCCDD weiß kahl	aabbCCDD weiß kahl

Wie Miss SAUNDERS später noch hat nachweisen können, hängt die Ausbildung von Haaren, außer von dem Faktor **D**, noch von einem weiteren Faktor, den wir einmal **E** heißen wollen, ab. Haare kommen nur zur Ausbildung, wenn in einer Pflanze sowohl die Faktoren **A** und **B** wie **D** und **E** enthalten sind.

Eine weitere Komplikation, welche die Analyse sehr erschwert, besteht darin, daß es auch weiße Levkoien gibt, welche die Faktoren **A** und **B** enthalten, bei denen aber durch einen andern Erbfaktor die Ausbildung der Farbe unterdrückt wird. Derartige weiße Levkoien können dementsprechend auch behaarte Blätter haben.

Ursprünglich sind natürlich nur die Resultate der Kreuzungsversuche bekannt gewesen, und erst danach mußten dann die mendelnden Erbeinheiten so formuliert werden, daß die Versuche dadurch verständlich wurden. Hat man erst einmal die Erbeinheiten richtig formuliert, dann sind solche Versuche sehr leicht zu übersehen, aber es kostet oft sehr viele Mühe und sehr viele verkehrte Hypothesen, ehe man die richtige Erklärung findet!

Solche Beispiele, daß ein Faktor, wie hier der Faktor **B** sich in ganz verschiedenen Organen und in scheinbar ganz verschiedenen Eigen-

schaften, wie Haarigkeit der Blätter und Farbe der Blüten äußert, sind viele bekannt. Voraussetzung dafür, daß man diese Fälle erkennen kann, ist nur, daß man eine Spezies schon sehr weitgehend durch Kreuzungsversuche analysiert hat.

AABBCCdd violett kahl	×	aaBBCCDD weiß kahl	P_1
AaBBCCDd violett haarig			F_1

ABCD	ABCd	aBCD	aBCd	Gameten von F_1
AABBCCDD violett haarig	AABBCCdD violett haarig	aABBCCDD violett haarig	aABBCCdD violett haarig	
AABBCCDd violett haarig	AABBCCdd violett haarig	aABBCCDd violett haarig	aABBCCdd violett kahl	F_2
AaBBCCDD violett haarig	AaBBCCdD violett haarig	aaBBCCDD weiß kahl	aaBBCCdD weiß kahl	
AaBBCCDd violett haarig	AaBBCCdd violett haarig	aaBBCCDd weiß kahl	aaBBCCdd weiß kahl	

Wir können es somit als eine ganz allgemeine Regel aussprechen, daß ein Faktor, d. h. ein idioplasmatischer Unterschied sich in ganz verschiedenen Organen und in sehr verschiedener Weise äußert, und ebenso, daß ein und dieselbe „Eigenschaft" etwa eine bestimmte Blütenfarbe, nicht bloß von einem, sondern von zahlreichen solchen Faktoren beeinflußt wird.

Es sind uns ferner nun auch Fälle bekannt, wo ganz verschiedene Erbfaktoren sich in ganz gleicher oder doch sehr ähnlicher Weise äußern. Sehr schöne Beispiele hat hierfür als erster Nilsson-Ehle in

seinen ausgezeichneten „Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen“ mitgeteilt. Die zuerst gefundene Tatsache ist hier die, daß eine Kreuzung zwischen einem rotsamigen Weizen und einem weißsamigen eine etwas heller rote F_1 gibt, aber in F_2 erfolgt nun scheinbar keine Spaltung, sondern alle P_2-Pflanzen sind ebenfalls rotsamig, allerdings ziemlich ungleich dunkel. Teils sind die Pflanzen so dunkelrot, wie die rote Stammrasse, teils in verschiedenen Abstufungen heller, aber ohne daß deutlich einzelne Kategorien abgegrenzt werden könnten.

So fand Nilsson-Ehle, daß von 7 geselbsteten F_1-Pflanzen aus solchen Kreuzungen 6 nur wieder mehr oder weniger dunkel rotsamige Nachkommenschaft ergaben, und nur 1 gab unter 55 roten Pflanzen eine einzige weiße. In der nachstehenden Tabelle ist die Deszendenz dieser 7 F_1-Pflanzen mitgeteilt:

Pflanze	F_2	
Nr.	rot	weiß
I	78	0
II	30	0
III	49	0
IV	31	0
V	86	0
VI	110	0
VII	55	1

Hier erfolgte also anscheinend teils gar keine Spaltung, oder aber eine Spaltung in einem ganz eigentümlichen bisher noch nie beobachteten Verhältnis. Wo des Rätsels Lösung liegt, hat erst die Analyse der F_3-Generation ergeben. Es ist wohl am leichtesten, die Sachlage zu verstehen, wenn ich auch hier gleich den Schlüssel gebe und dann erst das ohne diesen Schlüssel gar nicht verständliche Verhalten der F_3-Generation beschreibe.

Die Lösung ist die, daß die rote Kornfarbe beim Weizen durch **3** mendelnde Erbeinheiten hervorgerufen wird, von denen aber jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche rote Färbung hervorzurufen. Bezeichnen wir diese 3 Erbeinheiten mit **R**, **S** und **T**, so ist die Formel der ursprünglichen roten P_1-Rasse **RRSSTT** und die der weißen P_1-Rasse **rrsstt**. F_1 ist dann **RrSsTt**, und derartige F_1-Pflanzen bilden 8 verschiedene Kategorien von Sexualzellen, nämlich:

RST, RSt, RsT, Rst, rST, rSt, rsT, rst

Diese 8 Kategorien von Sexualzellen können sich in den nachstehenden 64 verschiedenen Kombinationen vereinigen (Tab. VIII S. 137).

Wie die Tab. VIII zeigt, müssen von diesen 64 Kombinationen 63 rote und nur 1 weiße Kornfarbe ergeben. Diese 63 roten Kategorien

Tabelle VIII

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen	F_2	F_3
[1]) RST × RST	rot	konstant[1])	[33]) rST × RST	rot	konstant
[2]) RST × RSt	„	„	[34]) rST × RSt	„	„
[3]) RST × RsT	„	„	[35]) rST × RsT	„	„
[4]) RST × Rst	„	„	[36]) rST × Rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[5]) RST × rST	„	„	[37]) rST × rST	„	konstant
[6]) RST × rSt	„	„	[38]) rST × rSt	„	„
[7]) RST × rsT	„	„	[39]) rST × rsT	„	„
[8]) RST × rst	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[40]) rST × rst	„	„
[9]) RSt × RST	„	konstant	[41]) rSt × RST	„	konstant
[10]) RSt × RSt	„	„	[42]) rSt × RSt	„	„
[11]) RSt × RsT	„	„	[43]) rSt × RsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[12]) RSt × Rst	„	„	[44]) rSt × Rst	„	„ „ 15 „ : 1 „
[13]) RSt × rST	„	„	[45]) rSt × rST	„	konstant
[14]) RSt × rSt	„	„	[46]) rSt × rSt	„	„
[15]) RSt × rsT	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[47]) rSt × rsT	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[16]) RSt × rst	„	„ „ 15 „ : 1 „	[48]) rSt × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
[17]) RsT × RST	„	konstant	[49]) rsT × RST	„	konstant
[18]) RsT × RSt	„	„	[50]) rsT × RSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[19]) RsT × RsT	„	„	[51]) rsT × RsT	„	konstant
[20]) RsT × Rst	„	„	[52]) rsT × Rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[21]) RsT × rST	„	„	[53]) rsT × rST	„	konstant
[22]) RsT × rSt	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[54]) rsT × rSt	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß
[23]) RsT × rsT	„	konstant	[55]) rsT × rsT	„	konstant
[24]) RsT × rst	„	spaltend in 15 rot : 1 weiß	[56]) rsT × rst	„	spaltend in 3 rot : 1 weiß
[25]) Rst × RST	„	konstant	[57]) rst × RST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß
[26]) Rst × RSt	„	„	[58]) rst × RSt	„	„ „ 15 „ : 1 „
[27]) Rst × RsT	„	„	[59]) rst × RsT	„	„ „ 15 „ : 1 „
[28]) Rst × Rst	„	„	[60]) rst × Rst	„	„ „ 3 „ : 1 „
[29]) Rst × rST	„	spaltend in 63 rot : 1 weiß	[61]) rst × rST	„	„ „ 15 „ : 1 „
[30]) Rst × rSt	„	„ „ 15 „ : 1 „	[62]) rst × rSt	„	„ „ 3 „ : 1 „
[31]) Rst × rsT	„	„ „ 15 „ : 1 „	[63]) rst × rsT	„	„ „ 3 „ : 1 „
[32]) Rst × rst	„	„ „ 3 „ : 1 „	[64]) rst × rst	weiß	konstant

[1]) Konstant heißt hier nur, daß weiterhin alle Nachkommen + — rot sind, d. h. daß keine weiße auftreten. Im einzelnen verhalten sich aber diese Kategorien verschieden. Manche (z. B. 1, 10, 19 usw.) haben völlig einheitlich rote Nachkommen, andere (z. B. 2—7 usw.) spalten in ungleich dunkel rot gefärbte Nachkommen auf.

von F_2-Individuen werden nun aber in F_3 im einzelnen ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen, wie ebenfalls aus der Tabelle ersichtlich ist. So wird ein erster Teil (37 Kategorien) konstante rote F_3 ergeben, ein zweiter Teil (8 Kategorien) wird in F_3 aufspalten nach 63 rot : 1 weiß, ein dritter Teil (12 Kategorien) wird spalten in 15 rot : 1 weiß, ein vierter Teil endlich (6 Kategorien) wird spalten nach 3 rot : 1 weiß. Mit diesen theoretischen Folgerungen stehen die Befunde von Nilsson-Ehle in vollster Übereinstimmung.

Zunächst für F_2 ist zu erwarten, daß nur auf 63 rote Individuen ein weißes gefunden wird. Mit einiger Sicherheit wird man also nur bei F_2-Generationen von mehreren 100 Individuen darauf rechnen können, daß auch im Versuche weiße Individuen auftreten. Daß von den 7 untersuchten F_2-Generationen, deren jede ja meistens weniger als 64 Individuen umfaßte, nur in einer einzigen auch eine weiße Pflanze beobachtet wurde, ist daher vollkommen verständlich.

Ganz einwandsfrei ist nun aber die Übereinstimmung zwischen Theorie und Praxis in der F_3-Generation.

Auf Grund der Theorie war zu erwarten, daß von 63 roten F_2-Pflanzen

37 konstant rote F_3 ergeben müssen
8 spalten nach 63 rot : 1 weiß
12 spalten nach 15 rot : 1 weiß
6 spalten nach 3 rot : 1 weiß.

Nilsson-Ehle untersuchte 78 rote F_2-Pflanzen, d. h. von 78 selbstbefruchteten F_2-Pflanzen wurde die nächste Generation auf getrennten Beeten großgezogen. Das Resultat dieser Untersuchung der 78 Pflanzen gebe ich wieder in Tabellenform (Tab. IX, Seite 139).

Von den 78 Pflanzen ergaben also **50** nur rote Deszendenz, **8** (7, 16, 18, 37, 41, 43, 53, 55) spalteten nach 3 rot : 1 weiß, **15** (1, 13, 15, 17, 19, 21, 38, 50, 59, 68, 71, 72, 73, 76, 78) spalteten offenbar nach dem Verhältnis 15 rot : 1 weiß, **5** (12, 40, 45, 70, 74) spalteten offenbar nach 63 rot : 1 weiß.

Daß die F_2-Pflanzen von viererlei Art sind, ist demnach auch im Versuch gefunden worden. Die Häufigkeit der viererlei roten F_2-Pflanzen sollte nun nach der Theorie sein: **37** konstant, **8** spaltend nach 63 : 1, **12** spaltend nach 15 : 1, **6** spaltend nach 3 : 1. Gefunden wurden die Verhältniszahlen 50 : 5 : 15 : 8, also anscheinend etwas zu viel konstant rote. Aber es ist sehr wahrscheinlich, daß unter den als konstant rot gezählten ein großer Teil in Wirklichkeit nach 63 : 1 spaltete, nur blieb der geringen Individuenzahl wegen diese Spaltung unbeachtet.

Tabelle IX

F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß	F_2 Pflanze Nr.	F_3 rot	F_3 weiß
1	42	2	21	37	2	41	55	18	61	13	0
2	15	0	22	58	0	42	82	0	62	12	0
3	85	0	23	26	0	43	68	21	63	7	0
4	24	0	24	13	0	44	58	0	64	152	0
5	13	0	25	13	0	45	42	1	65	74	0
6	95	0	26	18	0	46	36	0	66	88	0
7	42	17	27	25	0	47	61	0	67	58	0
8	65	0	28	34	0	48	69	0	68	47	2
9	37	0	29	34	0	49	56	0	69	108	0
10	21	0	30	6	0	50	24	1	70	125	2
11	57	0	31	4	0	51	38	0	71	59	3
12	51	1	32	15	0	52	23	0	72	40	2
13	60	6	33	23	0	53	9	2	73	86	9
14	69	0	34	29	0	54	37	0	74	45	1
15	41	3	35	167	0	55	33	11	75	72	0
16	29	7	36	30	0	56	36	0	76	67	8
17	52	2	37	38	12	57	32	0	77	42	0
18	33	9	38	81	6	58	47	0	78	14	1
19	52	4	39	73	0	58	25	2			
20	49	0	40	61	1	60	18	0			

Das Wesentliche ist, daß wir hier drei unabhängig mendelnde Erbeinheiten kennen gelernt haben, von denen jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche Rotfärbung hervorzurufen. Eine Weizenpflanze, die eine von den drei Erbeinheiten enthält, hat rote Körner, eine, die zwei davon enthält, hat ebenfalls rote Körner, aber nur eine Kleinigkeit dunkler, und eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten enthält, ist auch rot, aber wiederum etwas dunkler.

Für unser Auge sind die Unterschiede zwischen einfach, doppelt und dreifach roten Pflanzen wenig deutlich und vor allem transgredieren die Modifikationskurven der drei Kategorien von rot; es ist deshalb in F_2 einer solchen Kreuzung nicht möglich, äußerlich schon etwa eine **RRSStt**-Pflanze sicher von einer **rrSStt**-Pflanze zu unterscheiden usw. Was man sieht, ist nur, daß die roten F_2-Pflanzen nicht gleich dunkel sind, sondern ziemlich ungleich.

Diese Erscheinung, daß von mehreren (oft wohl mehr als drei) Erbeinheiten jede für sich allein schon genügt, um eine Außen-

eigenschaft hervorzurufen, und daß ein gleichzeitiges Vorhandensein von mehreren von diesen Erbeinheiten nur die Intensität des Außenmerkmals steigert, quasi durch Summation ihrer Wirkungen, ist zweifellos sehr häufig.

Fig. 45. In der Spelzenfarbe verschiedene Rassen von Hafer *(Avena sativa)*. a Eine Rasse ohne beide Farbenfaktoren, b eine Rasse mit beiden, c und d Rassen mit nur je einem Faktor. (Nach Originalexemplaren von NILSSON-EHLE.) In natura ist die Farbe ein dunkles Braun.

Kurz besprechen wollen wir hier nur noch einen ebenfalls von NILSSON-EHLE gefundenen Fall, der in Fig. 45 dargestellt ist. Auch die Spelzenfarbe des Hafers hängt von mehreren Erbeinheiten ab, es gibt z. B. zwei, deren jede für sich allein schon eine schwärzliche Spelzenfarbe bedingt. Eine Pflanze, der diese beiden Faktoren,

die etwa **S** und **Z** heißen mögen, fehlen — eine **sz**-Pflanze — hat weiße Spelzenfarbe (Fig. 45a), eine Pflanze, die beide Faktoren enthält

Fig. 46. Steifrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält nur einen von den beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

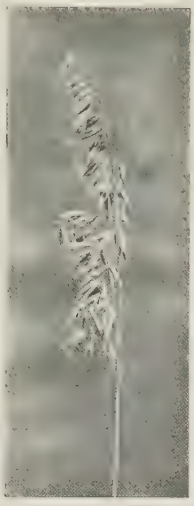


Fig. 47. Fahnenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält keinen der beiden Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

— eine **SZ**-Pflanze — hat sehr dunkel gefärbte Spelzen wie Fig. 45b, eine **Sz**-Pflanze ist in Fig. 45c, eine **sZ**-Pflanze in Fig. 45d abgebildet. Auch hier bekommt man durch die Kreuzung einer weißspelzigen — **sz** — mit einer dunkel schwarzspelzigen — **SZ** — Pflanze ganz ähnliche Resultate wie in dem vorher eingehend besprochenen Beispiele von Weizen.

Wenn, wie in den eben besprochenen Fällen, eine Eigenschaft von mehreren Genen gleichsinnig beeinflußt wird, deren jede aber für sich allein schon wirksam ist, so hat das nun auch sonst eigenartige Folgen, kann Spaltungsverhältnisse verursachen, die zunächst ganz paradox zu sein scheinen. Darüber wollen wir uns an einem andern Beispiel aus NILSSON-EHLEs Versuchen unterrichten.

Fig. 48. Schlaffrispenhafer (nach einer Originalpflanze von NILSSON-EHLE). Enthält zwei Faktoren für Allseitswendigkeit und abstehende Rispenäste.

Auch die Rispenform des Hafers wird von zahlreichen selbständig mendelnden Erbeinheiten beeinflußt. Wir kennen heute bereits mehrere

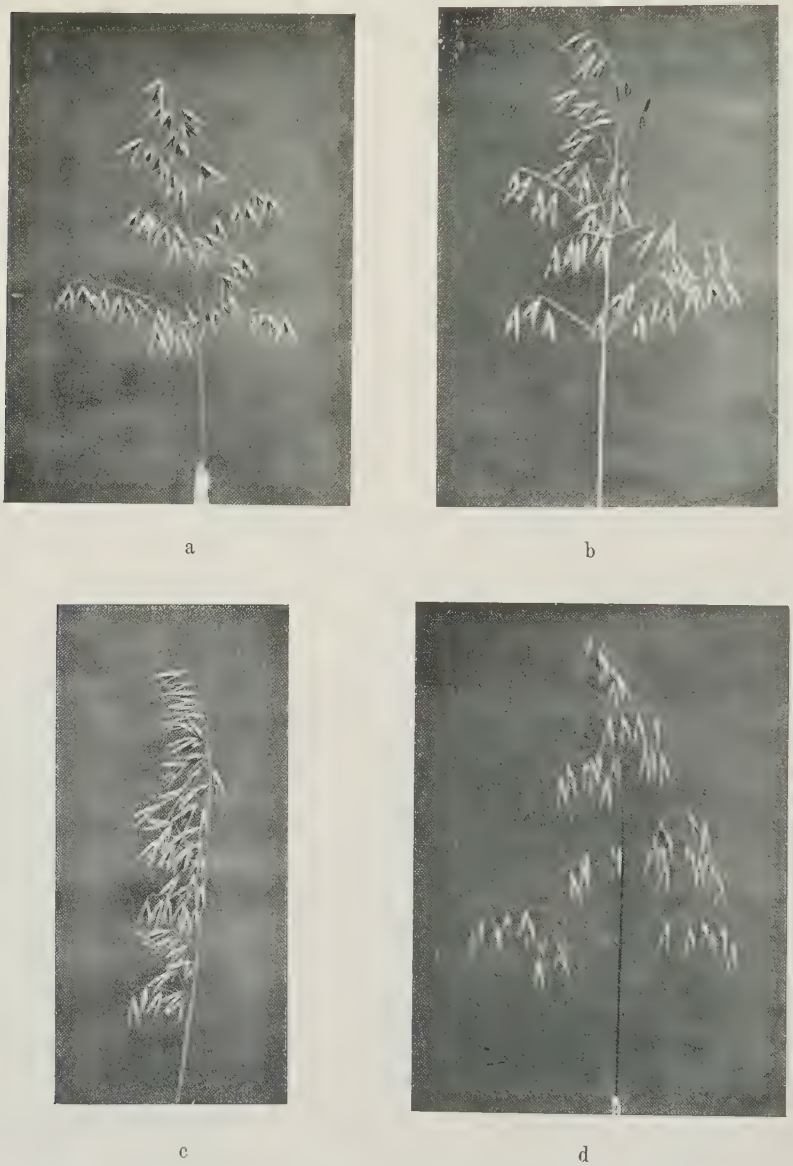


Fig. 49. Zwei Steifrispenhafer (a und b), sowie ein Fahnenhafer (c) und ein Schlafrispenhafer (d) aus F_2 der Kreuzung a $\times$ b (nach Pflanzen aus Nilsson-Ehles Versuchen).

Faktoren, deren jeder für sich allein schon genügt, um allseitswendige Rispen, Fig. 46 („Rispenhafer“) hervorzurufen, während

eine Haferpflanze, die keinen von diesen Faktoren enthält, einseitswendige Rispen, Fig. 47, aufweist, ein „Fahnenhafer“ ist.

Wir wollen nur zwei von diesen Faktoren, die **A** und **B** heißen mögen, besprechen. Eine Pflanze von der Formel **AAbb**, die einen von diesen zwei Faktoren enthält, ist ein Steifrispenhafer (Fig. 46). Eine Pflanze, die nur den andern von diesen beiden Faktoren enthält (**aaBB**), ist ebenfalls ein Steifrispenhafer und ist von einer **AAbb**-Pflanze äußerlich nicht sicher unterscheidbar.

Fig. 50. Kreuzung zweier verschiedener Steifrispenhafer (a und b). Der Bastard (c) ist ebenfalls ein Steifrispenhafer, aber in F_2 mendeln Schlaffrispenhafer (d), Steifrispenhafer (e) und Fahnenhafer (f) in bestimmten Zahlenverhältnissen heraus.

Eine Pflanze, welche beide Faktoren enthält — eine **AABB**-Pflanze — ist auch ein Rispenhafer, aber die Wirkungen der beiden Faktoren für allseitswendige Äste summieren sich gewissermaßen, derartige Pflanzen haben viel stärker abstehende Rispenäste (Fig. 48). Es entspricht dies alles völlig dem, was wir bei der Kornfarbe des Weizens ja schon gehört haben.

Kreuzt man einen Rispenhafer von der Formel **AAbb** mit einem Fahnenhafer **aabb**, so ist F_1 meistens ein wenig ausgeprägter Rispenhafer, und in F_2 erfolgt eine Spaltung in Rispenhafer und Fahnenhafer;

Fahnenhafer ist „rezessiv“ gegen Rispenhafer, wie man sich häufig ausdrückt. Das gleiche Resultat bekommt man aus der Kreuzung **aaBB** × **aabb**. Kreuzt man aber einen konstanten Rispenhafer von der Formel **AAbb** (Fig. 49a) mit einem andern konstanten Rispenhafer **aaBB** (Fig. 49b), so ist F_1 auch ein Rispenhafer und in F_2 erfolgt eine Spaltung, man bekommt:

1. Pflanzen mit viel ausgeprägterem breiterem Rispentypus als dem der Eltern (Fig. 49d).
2. Pflanzen, die ungefähr den Rispentypus der Eltern zeigen.
3. Typischen Fahnenhafer (Fig. 49c).
   Schematisch ist eine solche Kreuzung in Fig. 50 dargestellt.

Diese Spaltung, vor allem die zunächst paradoxe Tatsache, daß aus der Kreuzung zweier ganz ähnlich aussehenden konstanten Sippen mit einem „dominierenden“ Merkmal („Rispenhafer“) in F_2-Individuen auftreten, welche die sonst bei Kreuzungen rezessive „Fahnen“-Form zeigen, ist auf Grund der Erklärung, die NILSSON-EHLE gegeben hat, völlig verständlich: Die Kategorie 1 der in F_2 auftretenden Pflanzen besteht aus den auch theoretisch zu erwartenden **AABB**-Individuen, die Kategorie 2 aus den **AAbb**, **aaBB**, **AaBb** usw. Pflanzen und endlich die Kategorie 3 aus den Individuen mit der Formel **aabb**, die aus einer solchen Kreuzung ebenfalls herausmendeln müssen.

Ganz ähnliche Beziehungen zwischen den verschiedenen Genen, welche besonders in der Ährenform sich äußern, hat ebenfalls NILSSON-EHLE für den Weizen festgestellt.

Die Sachlage ist hier die, daß mindestens zwei gleichsinnig wirkende, selbständig mendelnde Gene die Ähren lang oder locker machen. Heißen wir diese beiden Gene **L** und **M**. Eine Pflanze, welche beide Gene enthält **LLMM**, ist sehr lang und lockerährig, eine Pflanze mit nur je einem Gen ist ein mittellang-ähriger Weizen (Fig. 51c) und endlich eine **llmm**-Pflanze ist ein Square-head (Fig. 51b). Ein weiteres wesentliches Gen **C** macht die Ähren ganz kurz und kompakt (Fig. 51a). **C** ist epistatisch über **L** und **M**, es sind also Pflanzen mit der Formel **CCLLMM**, **CCLLmm**, **CCllMM**, **CCllmm** alle typische Compactum-Weizen. Auf Grund dieser Erkenntnis sind sehr viele, sonst unverständliche Kreuzungsergebnisse, die zum Teil schon früher den praktischen Züchtern aufgefallen waren, glatt verständlich, so die Beobachtung, daß die Kreuzung zweier bei Inzucht ganz konstanter mittellang-ähriger Sorten eine ebenfalls mittellange F_1-Generation ergibt, aus der dann aber in F_2

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

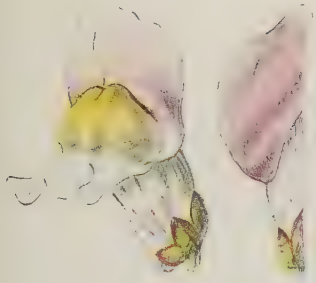
15

16

17

18

19


20

21

22

23

24

25

26

27

stark langährige, mittellange und typische Square-head-Formen herausmendeln. Diese Kreuzungen waren verlaufen nach dem Schema:

ccLLmm	×	**ccllMM**	P_1
mittellang		mittellang	
	ccLlMm		F_1
	mittellang		

Daraus müssen in F_2 auch Pflanzen mit der Formel **ccLLMM** (stark langährig) und **ccllmm** (Square-head) herausmendeln.

Verständlich ist auch, daß aus der Kreuzung eines Compactum-Weizens mit einem Square-head zunächst in F_1 Compactum-Pflanzen

a b c

Fig. 51. Einige Ährentypen des Weizens.
a Compactum-Weizen, b Square-head-Weizen, c lockerähriger Weizen.

hervorgehen, und daß diese dann in F_2 aufspalten in sehr langährige, mittellangährige, Compactum- und Square-head-Pflanzen. Diese Kreuzung verläuft dann nach der Formel:

CCLLMM	×	**ccllmm**	P_1
(Compactum)		(Square-head)	
	CcLlMm		F_1
	(Compactum)		

Solche gleichsinnige Faktoren sind auch sonst in großer Zahl gefunden worden. Eine Zusammenstellung aller bis 1914 bekannten Fälle gibt G. H. Shull, der selbst beim Hirtentäschel *(Capsella Bursa Pastoris)* einen sehr instruktiven Fall gefunden und genau analysiert hat. Bei *Antirrhinum* gibt es z. B. zwei gleichsinnige Faktoren für Aderung, den einen davon **V** haben wir früher schon besprochen (S. 114), ferner mehrere gleichsinnige Verdunklungsfaktoren der roten Blütenfarbe usw.

Wir kennen auch heute schon eine ganze Reihe von Beispielen dafür, daß ein „dominanter“ und ein „rezessiver“ Faktor sich in genau der gleichen Weise äußern. So haben wir z. B. beim Weizen auch eine Compactum-Sippe, die bei Kreuzung mit langährigen Sippen eine lang-

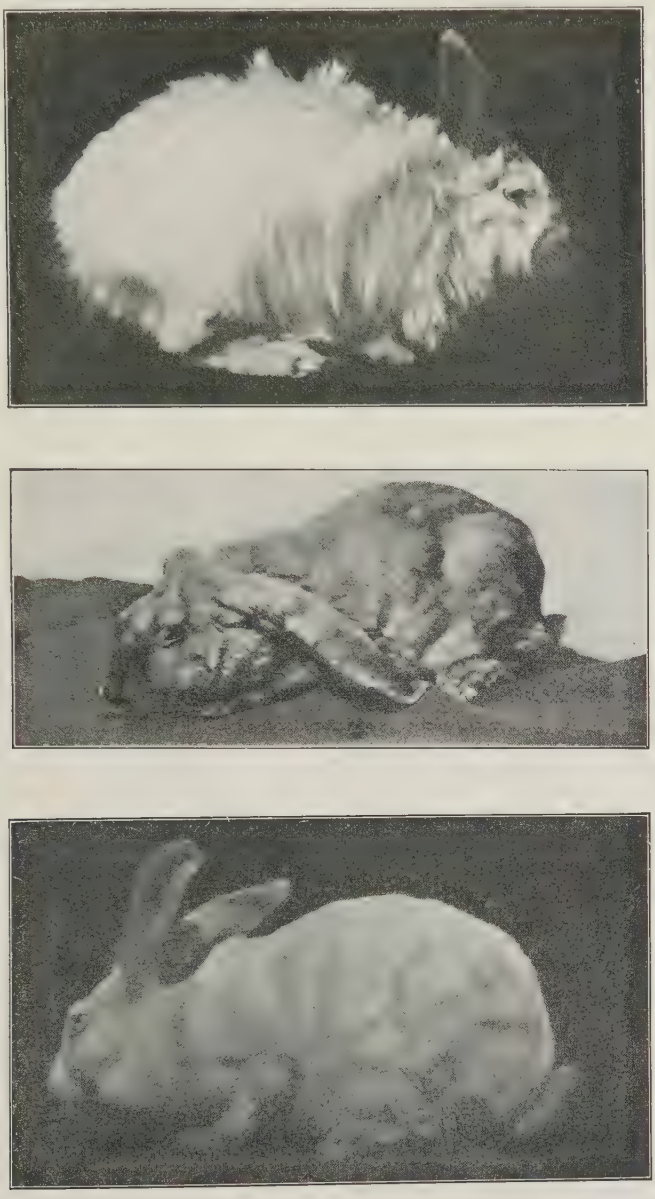
ährige F_1-Generation und in F_2 eine Spaltung in 3 langährig : 1 compactum ergibt. Kreuzungen zwischen dieser rezessiven Compactum-Sippe und der vorhin (S. 144) genannten dominanten sind meines Wissens noch nicht vorgenommen worden. Was für höchst eigenartige Erscheinungen bei einer solchen Kreuzung in F_1 und F_2 zu erwarten sind, können Sie wohl selbst sich leicht berechnen.

Mit Hilfe einer Anzahl gleichsinnig wirkender Faktoren lassen sich auch sehr viele Fälle von angeblichen „intermediären, weiterhin nicht spaltenden, sondern konstanten Rassenbastarden" erklären. Beispiele davon sind sehr viele beschrieben worden, aber sicher nachgewiesen ist bisher kein einziger Fall. Fälle, wo die Sache so zu liegen scheint, wird dagegen jeder finden, der mit irgend einem Objekt in größerem Umfange Vererbungsversuche beginnt. Wenn man gewisse Löwenmaulrassen kreuzt, von denen die eine ganz niedrigen, die andere ganz hohen Wuchs hat, ist F_1 häufig intermediär mit Annäherung an den hohen Elter[1]). Und wenn man dann F_2 in beschränkter Individuenzahl (10—20 Pflanzen etwa) zieht, dann werden alle diese Pflanzen in der großen Mehrzahl der Fälle wieder einen Wuchs ungefähr wie die F_1-Pflanzen haben. Man braucht aber nur eine F_2-Generation von zahlreichen (einigen hunderten) Individuen zu ziehen, dann sieht man leicht, daß doch eine ganz typische Spaltung vorliegt, allerdings eine Spaltung mit zahlreichen, etwa sechs Erbeinheiten, und daß zwar die große Mehrzahl der F_2-Pflanzen wieder — als mehr oder weniger komplizierte Heterozygoten! — ungefähr den Habitus der F_1-Pflanzen haben, daß aber trotzdem hier auch die Elternformen wieder herausmendeln. Wenn man also F_2 nicht in genügender Individuenzahl beobachtet hat, dann sagt eine Übereinstimmung von F_2 mit F_1 **nicht**, daß keine Spaltung erfolgt. Wie sehr eine derartige Folgerung aus zu kleinen F_2-Generationen zu ganz falschen Schlüssen führt, werden wir auch später, bei der Besprechung der „Spezies"-Bastarde, noch erfahren.

Nun sind aber in den letzten Jahren auch von geschulten Beobachtern, welche diese Fehlerquelle selbstverständlich kennen, z. B. von dem amerikanischen Zoologen Castle, Beispiele beschrieben worden, wo einzelne Rassenunterschiede nicht mendeln. So soll dies der Fall sein für die Ohrlänge der Kaninchen. Castle kreuzte eine extrem langohrige Rasse von Widderkaninchen (Ohrlänge im Durchschnitt

[1]) Der Unterschied zwischen einer hohen und einer niedrigen Rasse kann in einem Falle auf einem, in einem anderen Falle auf mehreren Grundunterschieden beruhen, ohne daß man das äußerlich den Individuen ansehen kann.

220 mm) (Fig. 52b) mit einer gewöhnlichen kurzohrigen Kaninchen-Rasse (Fig. 52a) (Ohrlänge im Durchschnitt 110 mm). Die Bastarde



a

b

c

Fig. 52. a kurzohriges Himalayakaninchen[1]) ♂; b sehr langohriges Widderkaninchen ♀; c Bastard zwischen a und b (nach CASTLE).

[1]) Nach der Bezeichnungsweise der deutschen Kaninchenzüchter „russisch gefärbtes Angorakaninchen".

hatten eine ungefähr intermediäre Ohrlänge, etwa 160 mm (Fig. 52c). Eine Anzahl Bastardmännchen und Bastardweibchen wurden untereinander gepaart, und die so erzielte F_2-Generation war ziemlich einheitlich, hatte im Durchschnitt genau die gleiche Ohrlänge wie die F_1-Generation (Fig. 53). Rückkreuzungen der F_1-Bastarde mit den Eltern hatten ein entsprechendes Resultat, z. B. die Rückkreuzung zwischen dem Bastard und der langohrigen Rasse gab eine ziemlich einheitliche Generation, deren Ohrlänge jetzt ungefähr intermediär zwischen der Ohrlänge des primären Bastardes und derjenigen der langohrigen Rasse war.

Das sieht allerdings sehr nach einem Nichtspalten aus und wird auch von CASTLE selbst so gedeutet. Aber trotzdem liegt auch hier vielleicht, man kann sogar sagen wahrscheinlich, eine Mendelspaltung vor, darauf haben besonders A. LANG und E. M. EAST nachdrücklich hingewiesen. Um die Sachlage verstehen zu können, müssen wir noch einmal zurückgreifen auf die vorhin (S. 135) besprochenen wichtigen Untersuchungen von NILSSON-EHLE über die Vererbung der Kornfarbe bei Weizen.

Wir hatten dort gehört, daß es beim Weizen mindestens drei verschiedene, unabhängig mendelnde Gene für rote Kornfarbe gibt, deren jedes für sich allein schon genügt, um eine Rotfärbung hervorzurufen. Diese drei Erbeinheiten hatten wir **R**, **S** und **T** genannt. Durch das Zusammenwirken dieser drei Faktoren wird eine Anzahl verschieden dunkel roter Farbentöne bedingt, die wir einmal der Einfachheit halber weiterhin mit Zahlen rot I, rot II usw. bis rot VI bezeichnen wollen. Eine Pflanze, die alle drei Erbeinheiten homozygotisch enthält, ein **RRSSTT**-Individuum ist dunkelrot, habe die Färbungsintensität rot VI; Pflanzen mit nur zwei davon, die **RRSStt**- oder **RRssTT**- oder **rrSSTT**-Individuen — sind etwas heller rot, haben die Intensität rot IV, und Pflanzen mit nur einer von diesen Erbeinheiten — alle **RRsstt**- oder **rrSStt**- oder **rrssTT**-Individuen — sind ganz hellrot, haben die Intensität rot II. Die Intensität der Farbe ist ferner auch verschieden, je nachdem, ob eine Pflanze einen Faktor homo- oder heterozygotisch enthält.

Hat eine Pflanze z. B. von der Formel **RRsstt** die Färbungsintensität rot II, so ist die heterozygotische Pflanze **Rrsstt** wesentlich blasser, hat nur die Intensität rot I, ebenso hat ganz entsprechend eine Pflanze von der Formel **RrSsTt** nicht die Färbungsintensität rot VI, wie die in allen Faktoren homozygotische Pflanze, sondern auch hier ist die Intensität viel geringer, beträgt ungefähr rot III. Eine Pflanze von der Formel **RRSSTt** hat entsprechend die Färbungsintensität rot V, während **RRSSTT** die Intensität rot VI hat usw.

Was geschieht nun, wenn wir eine Pflanze **RRSSTT**, d. h. eine ganz dunkle mit der Färbungsintensität rot VI, kreuzen mit einer weißen **rrsstt** mit der Färbungsintensität rot 0? F_1 ist dann **RrSsTt** und hat die Färbungsintensität rot III, also ein mittleres rot, und F_2 besteht aus 64 Kategorien, da ein Bastard von der Formel **RrSsTt** ja acht verschiedene Sexualzellen produziert: **RST**, **RSt**, **RsT**, **Rst**, **rST**, **rSt**, **rsT**, **rst**, zwischen denen die nachstehenden (Tab. X, S. 150) 64 Kombinationen möglich sind.

Wir werden demnach erwarten müssen, daß in F_2 neben ganz seltenen Individuen, welche genau die Färbung der Elternrassen zeigen, eine lange Reihe von verschieden gefärbten Zwischenstufen auftreten müssen, nämlich mehr oder weniger dunkel rot gefärbte Individuen mit den Färbungsintensitäten rot I bis rot V.

Fig. 53. Kaninchen aus F_2 der in Fig. 54 abgebildeten Kreuzung.

Wenn wir die Tabelle daraufhin ansehen, wie häufig theoretisch schon die einzelnen Färbungsintensitäten in F_2 vertreten sein müssen, so ergibt eine Auszählung folgendes:

Von den 64 möglichen Kombinationen ergeben:

1	Kombination	Pflanzen mit der Farbe rot VI (wie die eine P_1-Pflanze)
6	„	„ „ „ „ „ V
15	„	„ „ „ „ „ IV
20	„	„ „ „ „ „ III
15	„	„ „ „ „ „ II
6	„	„ „ „ „ „ I
1	„	„ „ „ „ „ 0 (weiß, wie die andere P_1-Pflanze).

Es ist danach zu erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung besteht aus sehr zahlreichen Individuen, welche eine mittlere Intensität der roten Färbung zeigen, und aus sehr wenigen, welche ganz extrem

dunkel, und ebenso ganz wenigen, welche ganz extrem hell sind. Ferner zeigt ein Blick auf die Zahlenreihe 1, 6, 15, 20, 15, 6, 1, welche die Häufigkeit der einzelnen Intensitäten angibt, daß diese Zahlenreihe der **Zufallskurve** entspricht.

Tabelle X

Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden	Mögliche Kombinationen der Sexualzellen, d. h. zu erwartende verschiedene F_2-Kategorien	Färbungsintensität, welche diese verschiedenen Kategorien aufweisen werden
RRSSTT	rot VI	rRSSTT	rot V
RRSSTt	„ V	rRSSTt	„ IV
RRSStT	„ V	rRSStT	„ IV
RRSStt	„ IV	rRSStt	„ III
RRSsTT	„ V	rRSsTT	„ IV
RRSsTt	„ IV	rRSsTt	„ III
RRSstT	„ IV	rRSstT	„ III
RRSstt	„ III	rRSstt	„ II
RRsSTT	„ V	rRsSTT	„ IV
RRsSTt	„ IV	rRsSTt	„ III
RRsStT	„ IV	rRsStT	„ III
RRsStt	„ III	rRsStt	„ II
RRssTT	„ IV	rRssTT	„ III
RRssTt	„ III	rRssTt	„ II
RRsstT	„ III	rRsstT	„ II
RRsstt	„ II	rRsstt	„ I
RrSSTT	„ V	rrSSTT	„ IV
RrSSTt	„ IV	rrSSTt	„ III
RrSStT	„ IV	rrSStT	„ III
RrSStt	„ III	rrSStt	„ II
RrSsTT	„ IV	rrSsTT	„ III
RrSsTt	„ III	rrSsTt	„ II
RrSstT	„ III	rrSstT	„ II
RrSstt	„ II	rrSstt	„ I
RrsSTT	„ IV	rrsSTT	„ III
RrsSTt	„ III	rrsSTt	„ II
RrsStT	„ III	rrsStT	„ II
RrsStt	„ II	rrsStt	„ I
RrssTT	„ III	rrssTT	„ II
RrssTt	„ II	rrssTt	„ I
RrsstT	„ II	rrsstT	„ I
Rrsstt	„ I	rrsstt	„ 0 = weiß

Also wenn, so wie in unserem Beispiel, die Kornfarbe von einer Anzahl Faktoren beeinflußt wird, die unabhängig mendeln, und auch unabhängig voneinander sich äußern, die sich aber in ihrer Wirkung summieren, dann wird eine in mehreren von diesen Faktoren heterozygotische Pflanze aufspalten in eine Anzahl Farbenkategorien von abgestufter Intensität, und zwar werden Individuen von mittlerer Intensität in sehr großer Häufigkeit vorkommen und Individuen von extremer Intensität seltener, und zwar der Zufallskurve entsprechend immer seltener, je extremer sie sind.

Betrachten wir im Lichte dieser Versuche die vorhin genannten Versuche von CASTLE über die Vererbung der Ohrlänge bei Kaninchen!

Wir wollen annehmen, daß die Ohrlänge beeinflußt werde durch mehrere, etwa drei unabhängig mendelnde Faktoren, die sich in ihrer Wirkung genau so summieren wie die drei Faktoren für rote Kornfarbe in den Versuchen von NILSSON-EHLE. Die drei Faktoren sollen **A**, **B**, **C** heißen. Ein Kaninchen mit **aabbcc** in der Formel sei ein gewöhnliches kurzohriges Tier mit 100 mm Ohrlänge. Jeder der drei Faktoren mache heterozygotisch die Ohren um 20 mm, homozygotisch um 40 mm länger. Ein Kaninchen mit der Formel **Aabbcc** habe also 120 mm Ohrlänge, ein mit **AAbbcc** 140 mm Ohrlänge usw. und ein in allen drei Faktoren homozygotisches Kaninchen von der Formel **AABBCC** habe die Ohrlänge 220 mm. Kreuzt man ein Tier von der Formel **AABBCC** (220 mm Ohrlänge) mit einem anderen von der Formel **aabbcc** (100 mm Ohrlänge), so bekommt man in F_1 Tiere mit der Formel **AaBbCc** und 160 mm Ohrlänge. Kreuzt man diese F_1-Tiere untereinander, so ergibt sich eine F_2-Generation, die aus 64 Kategorien besteht, und von diesen 64 Kategorien werden haben:

1	die	Ohrlänge	220 mm
6	„	„	200 „
15	„	„	180 „
20	„	„	160 „
15	„	„	140 „
6	„	„	120 „
1	„	„	100 „

Von 64 F_2-Tieren werden demnach 50 eine Ohrlänge von 140—180 mm, d. h. wieder eine ganz ähnliche intermediäre Ohrlänge haben, wie die F_1-Bastarde. Wenn man nicht mit sehr großen Individuenzahlen arbeitet, dann wird man in F_2 immer nur solche intermediären Ohrlängen finden und den — unberechtigten — Schluß ziehen, daß hier F_2 genau mit F_1 übereinstimme, daß keine Spaltung erfolge.

Daß die von CASTLE benützten beiden Kaninchenrassen sich nur in drei unabhängig spaltenden Faktoren der Ohrlänge unterscheiden, ist wenig wahrscheinlich, es ist viel eher anzunehmen, daß noch mehr Faktoren der Ohrlänge mitgesprochen haben. Ist dies aber der Fall, dann ist die Aussicht minimal, in F_2 auch nur eine Andeutung von Spaltung zu finden, außer wenn man mit sehr großen Individuenzahlen (tausenden) operieren kann, die aber bei Versuchen mit Kaninchen kaum zu erhalten sind.

Ich kenne also keinen einzigen sicheren Fall von Entstehung eines sofort konstanten Bastardes zwischen zwei verschiedenen Rassen[1]).

Es ist merkwürdig, mit welcher Hartnäckigkeit demgegenüber die meisten praktischen Tierzüchter an dem Glauben festhalten, daß durch Kreuzung zweier Rassen, etwa von Pferden, Schafen oder Rindern konstante Bastarde erzeugt würden, daß man auf diese Weise eine konstante „Halbblut"-Rasse bekomme, und daß man durch Rückkreuzung einer solchen Halbblutrasse mit dem einen Elter eine „$^3/_4$-Blut-Rasse" machen könne usw.

Es wird wohl noch Jahre dauern, bis diese alten Vorstellungen ausgerottet sein werden.

Ein sehr schönes Beispiel dafür, daß auch bei Rassenkreuzungen unserer Haustiere im wesentlichen die Vererbung der Rassenunterschiede nach den Spaltungsgesetzen erfolgt, geben uns die wichtigen Versuche von ADAMETZ über Schafkreuzungen. Es wäre nur zu wünschen, daß in ähnlicher Weise, womöglich in noch größerem Umfang auch mit andern Haustieren wissenschaftliche Versuche durchgeführt würden!

Diese gleichsinnig wirkenden Faktoren haben eine Rolle gespielt bei dem Zustandekommen von scheinbarer Vererbung einer Modifikation. Ich habe schon früher (Vorlesung III S. 43) kurz darauf hingewiesen, konnte aber dort diese Dinge noch nicht besprechen, weil zu ihrem Verständnis eine gewisse Kenntnis der Bastardierungsgesetze nötig ist.

Es kommt sehr häufig vor, daß gewisse Außenmerkmale, vor allem Größen- und Gewichtsverhältnisse von Organen, Färbungsintensitäten und ähnliches von einer im einzelnen verschieden großen Zahl von selbständig mendelnden Faktoren abhängen, die sich in ihrer Wirkung summieren.

Wir müssen also erwarten, daß wir nicht allzu selten Zufallskurven finden werden, wenn wir die Deszendenz eines kompliziert

[1]) Daß bei Spezieskreuzungen andere Verhältnisse vorliegen, werden wir später in Vorlesung XII noch hören.

heterozygotischen Individuums statistisch untersuchen. Und umgekehrt: Wenn wir finden, daß z. B. die Größenverhältnisse eines Organes unter den Nachkommen eines Elternpaares nach der Zufallskurve „variieren", so sagt das über die Natur dieses „Variierens" **gar nichts** aus, es kann sich ebenso gut um „Modifizierung" wie um eine „Bastardspaltung" handeln, in **beiden** Fällen wird häufig eine Zufallskurve gefunden.

Die statistisch in einem vorher nicht weiter analysierten Material aufgenommenen „Variationskurven" (Beispiele bei LUDWIG) — also etwa die Kurve der Zahlen der Schwanzflossenstrahlen der Heringe eines Heringsschwarmes, oder der Zahl der Randblüten der einzelnen Blütenköpfchen eines Bestandes von *Chrysanthemum leucanthemum* (Wucherblume), oder der Körperlänge einer Anzahl Männer — können ebensogut Modifikationskurven sein, wie Kurven, die auf der zufälligen Kombination von mendelnden Faktoren beruhen. **Meistens** aber handelt es sich hierbei um Kurven, welche beides zugleich sind.

So ist der alte Begriff der „fluktuierenden Variation" im Grunde genommen nur ein Name für diese beiderlei Kategorien, die Modifikation und die Variation durch Spaltung und Neukombination. Je eher dieser Doppelbegriff ausgeschaltet wird, desto besser.

Daß die beiden ganz prinzipiell verschiedenen Kategorien des Variierens, nämlich das „Modifiziertwerden" und das „Variieren infolge von Neukombination" bloß deswegen, weil bei beiden die Variantenhäufigkeit oft der Zufallskurve entspricht, nicht zusammengeworfen werden dürfen, ist eigentlich selbstverständlich. Trotzdem geschieht dies oft genug und führt zu ganz bösen Fehlschlüssen.

Man fand etwa, daß in einer „reinen Rasse" von Kaninchen die Ohrlänge innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Man wußte, daß die Ohrlänge stark beeinflußbar ist durch Außeneinwirkungen besonders durch die Temperatur. Man fand weiter, daß es möglich ist, durch Selektion langohriger Tiere eine durchschnittlich länger beohrte Rasse zu züchten. Daraus schloß man, daß die Selektion von „Modifikationen" einen Erfolg habe, daß die Modifikationen erblich seien.

Eine „reine Rasse" von allogamen Organismen ist aber im allgemeinen durchaus nicht rein, d. h. nicht erblich einheitlich wie etwa eine reine Linie von autogamen Organismen, sondern sie entspricht nur einem Liniengemisch, wobei die Linien durcheinander gekreuzt sind.

Wenn wir eine Anzahl reiner Linien von Bohnen, etwa die in Fig. 19 S. 43 durcheinander kreuzen und durch ständige Kreuzung weiterziehen, dann bekommen wir eine Bohnenpopulation, die hinsichtlich

der Reinheit und Einheitlichkeit etwa einer „reinen“ Rasse von Kaninchen oder Schweinen u. a. allogamen Organismen entspricht.

Wenn man also durch Selektion innerhalb einer solchen Rasse einen Erfolg hat, so beruht er nicht auf der Vererbung von Modifikationen, sondern auf der Isolierung eines von den vielen in der Ausgangsrasse steckenden, erblich verschiedenen Typen, einer von den vielen innerhalb der Rasse möglichen „Kombinationen“. Um mit solchen allogamen Organismen Experimente über die Erblichkeit von Modifikationen machen zu können, muß man sich — soweit das wegen der „Inzucht“wirkungen überhaupt möglich ist — ein einheitliches Material heranzüchten.

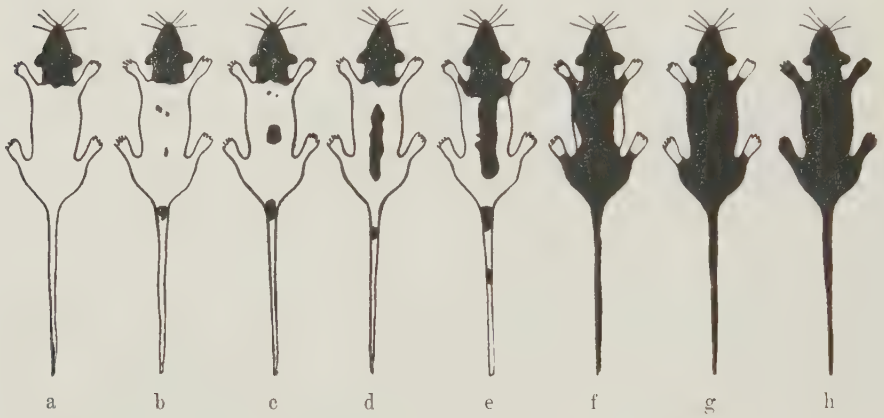


Fig. 54. 8 Typen von „hooded“ und „irish“ gescheckten Ratten *(Mus decumanus)*. Von Tieren wie a bis zu ganz schwarzen Tieren gibt es hier eine ganz kontinuierliche Variationsreihe. a ist typisch „hooded“, g ist typisch „irish“. Die Tiere wie g haben einen +— großen weißen Fleck auf dem Bauch.

Alle Versuche mit gemischten Populationen beweisen ebensowenig wie der S. 43 beschriebene Bohnenversuch!

Sonderbarerweise richtet dieser eben geschilderte Fehlschluß auch in neuester Zeit noch immer viel Unheil an. Er hat z. B. eine Rolle gespielt bei Schlüssen, die man aus Vererbungsversuchen mit gescheckten Ratten, den sogenannten „Hauben“-Ratten (Fig. 54), gezogen hat.

Es ist, wie CASTLE gezeigt hat, und wie ich auf Grund meiner eigenen leider durch den Krieg unterbrochenen zweijährigen Versuche bestätigen kann, möglich, aus einer „Population“ von Tieren, die etwa wie Fig. 54d gezeichnet sind, durch Selektion der hellsten Tiere eine Population zu erzeugen, die aus Tieren wie Fig. 54a—c besteht und umgekehrt durch Selektion der dunkelsten Tiere eine Population, die aussieht wie die Tiere e—g.

Man hat daraus den Schluß gezogen, daß es möglich sei, durch selektive Paarung die Gene selbst zu verändern. Ganz abgesehen davon, daß ein Gen kein Ding ist, das man verändern kann, sondern eine Verschiedenheit im Bau zweier Chromosomen, ist dieser Schluß auch aus andern Gründen gänzlich verkehrt. Wie schon A. L. und A. C. HAGEDOORN sehr wahrscheinlich gemacht haben, und wie mir meine eigenen sehr ausgedehnten Versuche gezeigt haben, lassen sich aus einer „Population" von solchen gescheckten Ratten durch konsequente Inzucht — Geschwisterpaarung —, welche die Ratten gut ertragen, eine ganze Anzahl von erblich verschiedenen Typen isolieren. So habe ich eine solche Rattensippe besessen, welche in der Scheckung nur noch zwischen a und c Fig. 54 „variierte", eine andere variiert nur noch zwischen c und e Fig. 54, eine dritte zwischen f und g.

Bastarde zwischen den verschiedenen Typen sind intermediär.

Genau so wie eine Bohnenpopulation aus einer ganzen Menge von Linien besteht, genau so gibt es offenbar auch eine ganze Menge von erblich verschiedenen Abstufungen der Scheckung, aber in einer Rattenpopulation sind die verschiedenen Typen bunt durcheinander gekreuzt. Die Zucht als solche zeigt ein ganz kontinuierliches Variiren von ganz hellen bis ganz dunklen Tieren, genau so, wie wir ja auch bei dem in Fig. 19 (S. 43) dargestellten Bohnenversuch eine ganz typische „kontinuierliche Variation" innerhalb der synthetisch — durch Zusammenschütten zahlreicher Linien — erzeugten Bohnenpopulation erhalten hatten.

Ganz entsprechend, wie bei den Bohnen die Wirkung einer Selektion aus einer Population nur auf einer Isolierung einzelner Linien beruhte, so beruht auch der Erfolg einer Selektion in einer solchen Rattenpopulation nur auf der mehr oder weniger weitgehenden Isolierung einzelner Typen aus dem früheren Gemisch von vielen Typen. Sehr wahrscheinlich wird diese ganze Serie von den „hooded" — bis zu den „irish" — gefärbten Ratten durch eine Anzahl „unilokaler" Erbfaktoren bedingt, von denen wir später noch näheres hören werden.

Ähnlich wie bei diesen gescheckten Ratten ist auch die Sachlage bei der Vererbung der Holländer Kaninchen.

Außer den schon bisher besprochenen Fällen von Komplikationen, die bei Bastardspaltungen zunächst unverständliche Resultate verursachen, kennen wir auch noch einige weitere Erscheinungen, die in F_2 ein Spalten nach Zahlenverhältnissen hervorrufen, die völlig von den gewohnten abweichen.

Ein solcher Fall von abweichenden Zahlenverhältnissen in F_2 ist von CORRENS untersucht und klargelegt worden. Er kreuzte eine

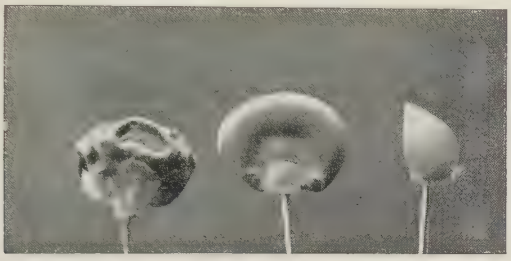
Maisrasse, die Stärke im Nährgewebe (Endosperm) der Samen aufspeichert, mit einer anderen, welche Dextrin im Endosperm hat. Der Dextrin- bezw. Stärkegehalt ist schon äußerlich den Samen anzusehen, Samen der Stärkerasse sind prall gefüllt, haben eine glatte Oberfläche, die Samen der Dextrinrasse sind runzelig (Fig. 55a und c). Bei der Kreuzung ist F_1 stärkehaltig, F_2 besteht für gewöhnlich aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen. Offenbar enthält also die Stärkerasse einen Faktor, der Dextrin in Stärke umwandelt. Der Dextrinrasse fehlt dieser Faktor.

Bei der Kreuzung von einer ganz bestimmten Stärkerasse, „weißer Spitzkornmais" mit einer bestimmten Dextrinrasse „schwarzer Zuckermais", traten aber abweichende Verhältnisse auf. F_1 war zwar auch, wie erwartet, stärkehaltig, aber F_2 bestand nicht aus $^3/_4$ stärkehaltigen und $^1/_4$ dextrinhaltigen Pflanzen, sondern es waren viel zu viel stärkehaltige und viel zu wenig dextrinhaltige Pflanzen vorhanden. Von 8924 F_2-Individuen waren 7531 stärkehaltig und nur 1393 dextrinhaltig, statt 6693 : 2231. Bei der großen Individuenzahl kann eine derartige Abweichung nicht mehr gut eine rein zufällige sein, sondern es muß irgend eine bestimmte Ursache hierfür vorliegen. CORRENS diskutiert verschiedene mögliche Ursachen. Zunächst könnte ein solches abweichendes Zahlenverhältnis dadurch bedingt werden, daß von den F_2-Pflanzen die zweierlei Kategorien von Sexualzellen nicht in gleicher Zahl gebildet werden. Wenn z. B. statt 50% Sexualzellen mit dem Faktor „Fähigkeit zur Umwandlung von Dextrin in Stärke" und 50% ohne diesen Faktor, etwa 60% mit und 40% ohne ihn gebildet werden, dann müßten in F_2 Zahlenverhältnisse herauskommen wie die im Versuch gefundenen.

Diese Frage, ob die beiderlei Sexualzellen in gleicher oder ungleicher Zahl gebildet werden, läßt sich nun experimentell entscheiden, einfach dadurch, daß man den Bastard rückkreuzt mit dem Elter, welcher den Faktor für Stärkebildung nicht enthält. Bildet der Bastard 50% Sexualzellen mit und 50% ohne den Stärkefaktor, dann muß eine Rückkreuzung mit diesem Elter 50% stärkehaltige und 50% dextrinhaltige Individuen geben. Bildet der Bastard 60% mit und 40% ohne den Faktor, dann muß eine solche Rückkreuzung 60% Stärke- und 40% Dextrinindividuen geben. Das Mengenverhältnis, in dem die beiderlei Sexualzellen gebildet werden, wird also unmittelbar durch die Rückkreuzung erkennbar.

Entsprechende Versuche von CORRENS ergaben nun, daß von 1769 durch eine solche Rückkreuzung gewonnenen Individuen 898 stärkehaltig und 871 dextrinhaltig waren. Danach bildet der Bastard also ganz offenbar die beiderlei Sexualzellen in gleicher Zahl aus.

Nachdem dies festgestellt ist, bleibt für die Erklärung der abweichenden Zahlenverhältnisse in F_2 aus Selbstbefruchtung nur noch die Annahme übrig, daß von den theoretisch möglichen vier Kombinationen der beiderlei Sexualzellen nicht alle sich gleich leicht verwirklichen, daß z. B. zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für Stärkebildung nicht enthalten, nur selten ein Sexualakt zustande käme, oder, wenn er auch zustande kommt, teilweise nicht lebenskräftige Nachkommen ergäbe. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß CORRENS auch einen anderen sicheren Fall beobachtet hat, wo alle Sexualzellen, welche eine bestimmte Erbeinheit (Fähigkeit zur Bildung einer blauen Kleberschicht im Maiskorn) übertragen, miteinander nur ausnahmsweise zu lebenskräftigen Pflanzen sich vereinigen. Die homozygotische blaue Rasse gibt bei Selbstbefruchtung sehr schlecht Samen,



a b c

Fig. 55. Maiskörner. a Dextrinmais, c Stärkemais (b Xenienkorn). (Nach CORRENS.)

ist mehr oder weniger „selbststeril". Die Bastarde zwischen dieser selbststerilen blauen und einer selbstfertilen nichtblauen Rasse geben in F_2 nicht blaue selbstfertile und blaue selbststerile Individuen. Ein Befund, der kaum anders gedeutet werden kann, als daß zwischen Sexualzellen, die beide den Faktor für blau enthalten, ein erfolgreicher Sexualakt nicht so leicht zustande kommt, wie zwischen Sexualzellen, die entweder beide ihn nicht enthalten oder von denen ihn nur eine enthält.

Es handelt sich hier also um Erbfaktoren, die, wenn homozygotisch vorhanden, vermindert lebensfähige Individuen ergeben. Es sind aber auch Erbfaktoren in großer Zahl bekannt, welche überhaupt „tödlich", oder wie man heute meist sagt „lethal" auf die Homozygoten wirken.

Ein sehr einfacher solcher Fall ist bei *Antirrhinum* bekannt. Die normale grüne Blattfärbung hängt hier, wie bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen, ab von einer großen Anzahl verschiedener Erbfaktoren, unter andern von folgenden:

Z Voraussetzung für Färbung der Blattchromatophoren überhaupt, alle zz-Pflanzen haben völlig farblose Chromatophoren also rein weiße Blätter und sind nur als Parasiten lebensfähig. Für sich allein, ohne die Gegenwart eines der anderen Blattfarbenfaktoren bewirkt **Z** gelbe Farbe der Chromatophoren. Auch derartige gelbe Pflanzen können noch nicht assimilieren und sind nicht selbständig lebensfähig.

Y Macht in Pflanzen, die **Z** enthalten, eine schwachgrüne Färbung, die Chlorinafarbe. Fehlen von **Y** in Pflanzen, die **Z** enthalten, ergibt, wie oben unter **Z** schon gesagt, eine rein gelbe Farbe der Blätter.

N Macht in Pflanzen, die **Z** und **Y** enthalten, normal grüne Farbe der Chromatophoren.

Pflanzen, die nun homozygotisch in **Z** und **N**, aber heterozygotisch in **Y** sind, zeigen kein reines Grün, sondern haben eine intensiv gelbgrüne Färbung, die als „aurea"-Färbung bezeichnet wird. Die Aurea-Pflanzen sind beliebte Zierpflanzen.

Da alle Aurea-Individuen Heterozygoten sind, ist es natürlich nicht möglich, eine konstante Aurea-Rasse zu züchten.

Bei Selbstbefruchtung geben die Aurea-Individuen ein Aufspalten in $^1/_3$ grüne und $^2/_3$ Aureapflanzen. Eine genaue Untersuchung der ganz jungen Keimlinge ergibt aber, daß auch hier, ganz wie es nach der Theorie zu erwarten ist, $^1/_4$ grüne, $^2/_4$ aurea und $^1/_4$ gelbe Keimpflanzen aus den Samen hervorgehen, aber die sämtlichen gelben Keimpflanzen, die ja nicht assimilieren können, sterben nach wenigen Tagen. Es bleiben nur $^1/_4$ grüne und $^2/_4$ Aureapflanzen übrig. Wenn man daher eine Untersuchung der Deszendenz solcher **ZZYyNN**-Pflanzen nicht schon sehr frühzeitig vornimmt, findet man die sonderbare Aufspaltung nach 1 grün : 2 aurea. So gab eine Anzahl selbstbefruchteter Aureapflanzen in meinen Versuchen **573** Aurea- und **286** grüne Pflanzen (genau 2 : 1 wäre ***572***, 666 : ***286***, 333).

Daß die Aureapflanzen ganz regelrecht 50% **ZYN** und 50% **ZyN** Sexualzellen bilden, zeigt jede Kreuzung einer Aureapflanze mit einer grünen Pflanze von der Formel **ZZYYNN**, man erhält dann nämlich 50% Aurea- und 50% grüne Pflanzen. In meinen Versuchen waren von 1178 in einigen solchen Rückkreuzungen enthaltenen Pflanzen **597** aurea und **581** grün (genau 1 : 1 wäre ***589 : 589***).

Einen ganz ähnlichen Fall, wo ebenfalls eine homogozygotische Kombination nicht lebensfähige Individuen erzielt, haben Castle und Little bei Mäusen beschrieben. Bei den Mäusen gibt es zunächst gelbe Tiere, die in allem den gelben Kaninchen (vergl. S. 124) entsprechen. Ferner gibt es aber noch eine zweite Art von gelben Mäusen, bei deren Zustandekommen ein anderer Erbfaktor mitspielt. Alle gelben

Mäuse dieser zweiten Sorte, die bisher untersucht worden waren, hatten sich als Heterozygoten erwiesen. Homozygotisch gelbe Tiere dieser Art hat noch kein Züchter gefunden. CASTLE zog aus der Paarung gelb × gelb 1235 Junge und davon waren 800 gelb und 435 nicht gelb (schwarz, braun usw., je nach der Formel der Elterntiere). In früheren analogen Versuchen hatte CUÉNOT erhalten 263 gelb : 100 nicht gelb. Insgesamt bestand die Nachkommenschaft aus der Paarung gelb × gelb in CASTLES und CUÉNOTS Versuchen aus 1063 gelb : 535 nicht gelb. Das ist fast genau das Verhältnis 2 : 1. Auch die Resultate von Kreuzungsversuchen zwischen gelb und nicht gelb ergeben mit Sicherheit, daß alle diese gelben Tiere Heterozygoten sind. Die Erblichkeitsverhältnisse sind danach bei diesen gelben Mäusen in allem Wesentlichen denen der Aureasippen vom *Antirrhinum* analog, es sterben die homozygotisch gelben Mäuse schon in den allerersten Stadien der Embryonalentwicklung noch im Uterus der Mutter ab.

In mancher Hinsicht ähnliche Ursachen unregelmäßiger Spaltungszahlen hat T. TAMMES beim Lein, *Linum usitatissimum*, gefunden. Hier spalten bei der Kreuzung einer blaublühenden mit einer weißblühenden Sippe in F_2 nicht $^1/_4$ weißblühender Pflanzen heraus, sondern stets sehr viel weniger. Das rührt hier daher, daß die Samen, aus denen weißblühende Pflanzen entstehen, eine schlechtere Keimfähigkeit haben als Samen, aus denen blaublühende Pflanzen hervorgehen. Und in der gleichen Richtung wirkt auch, daß weiße Homozygoten schon als junge Samen ebenfalls in größerer Zahl zugrunde gehen.

In den drei eben besprochenen Fällen hatten wir es mit Erbfaktoren zu tun, die den Tod der betreffenden Individuen schon in sehr frühen Entwicklungsstadien verursachen. Es gibt aber solche verhängnisvoll wirkende Faktoren, die man, wie vorhin schon gesagt, heute allgemein als Lethalfaktoren bezeichnet, noch ganz anderer Art. So ist z. B. bei *Drosophila* ein Faktor bekannt, der bedingt, daß die in ihm homozygotischen Fliegen völlig flügellos sind, außerdem aber blasser als normal gefärbt, sehr träge und sehr hinfällig. Diese Tiere werden selten mehr als drei oder vier Tage alt. Die Männchen sind meist zur Kopulation zu schwach und auch die Weibchen erzeugen nur wenige Eier. Ein anderer, ebenfalls bei *Drosophila* bekannter solcher Lethalfaktor bedingt, daß alle männlichen Tiere im Larvenstadium an melanistischen Geschwülsten zugrunde gehen. Wir werden uns mit diesen Lethalfaktoren von *Drosophila*, deren heute schon durch die Arbeiten der MORGAN-Schule 35 verschiedene bekannt sind, in der nächsten Vorlesung über die zytologische Basis der Mendelspaltung noch einmal kurz zu beschäftigen haben.

Vorlesung IX

Faktorenkoppelung. — Zytologisches

Eine weitere Gruppe von Tatsachen, mit der wir uns jetzt bekannt machen müssen, bilden sehr eigentümliche Besonderheiten bei der Verteilung der einzelnen selbständig mendelnden Faktoren auf die Sexualzellen eines Bastardes, die man als **Koppelung** bezeichnet. Der erste Fall von Faktorenkoppelung ist durch BATESON und seine Mitarbeiter bei *Lathyrus odoratus*, der spanischen Wicke gefunden worden. Wir wissen, daß z. B. die Blütenfarbe von einer ganze Reihe von mendelnden Faktoren abhängt, die sich folgendermaßen formulieren lassen:

C Erster Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **R**.

R Zweiter Faktor für rote Farbe, wirkt nur zusammen mit **C**.

B Faktor, der die durch **C** und **R** bedingte rote Farbe in violett modifiziert.

Einige weitere Faktoren beeinflussen die durch die Faktoren **C**, **R** und **B** bedingte Farbe noch weiterhin in ähnlicher Weise, wie wir das von den Faktoren **D**, **G** usw. bei *Antirrhinum* kennen gelernt haben, doch sei hier nicht näher darauf eingegangen. Ferner kennen wir Faktoren, die den Wuchs, die Art der Verzweigung usw. beeinflussen, und endlich auch einen Faktor, der die Form der Pollenkörner beeinflußt. Dieser Faktor:

L Bedingt eine längliche ellipsoide Form der Pollenkörner, alle **ll**-Pflanzen haben runde Pollenkörner.

Wenn man eine Pflanze von der Formel **CCRRBbLl** durch die Kreuzung von **CCRRBBLL** mit **CCRRbbll** erzeugt hat, sollte man nach allem, was wir bisher gehört haben, erwarten, daß diese in zwei Faktoren **B** und **L** heterozygotische Pflanze ihre viererlei Sexualzellen, **CRBL**, **CRBl**, **CRbL**, **CRbl** in gleicher Anzahl bildet, und daß diese Sexualzellen sich in den 16 nachstehenden Kombinationen treffen (Tab. XI):

Tabelle XI

Kombinationen	Aussehen von F_2	Kombinationen	Aussehen von F_2
CRBL × CRBL	violett langer Pollen	CRbL × CRBL	violett langer Pollen
CRBL × CRBl	„ „ „	CRbL × CRBl	„ „ „
CRBL × CRbL	„ „ „	CRbL × CRbL	rot „ „
CRBL × CRbl	„ „ „	CRbL × CRbl	„ „ „
CRBl × CRBL	„ „ „	CRbl × CRBL	violett „ „
CRBl × CRBl	„ runder „	CRbl × CRBl	„ runder „
CRBl × CRbL	„ langer „	CRbl × CRbL	rot langer „
CRBl × CRbl	„ runder „	CRbl × CRbl	„ runder „

Man müßte also erwarten, daß F_2 einer solchen Kreuzung aus:

$^9/_{16}$ Pflanzen mit violetter Blüte und langen Pollenkörnern
$^3/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „
$^3/_{16}$ „ „ roter „ „ langen „
$^1/_{16}$ „ „ „ „ „ runden „

Das ist aber nicht der Fall, sondern man bekommt im Versuche ganz andere Zahlen. So ergaben acht Heterozygoten, für die auf Grund der Formel eine derartige Spaltung zu erwarten gewesen wäre, in den Versuchen von BATESON und PUNNETT, die in Tab. XII dargestellte Spaltung.

Tabelle XII

Pflanze Nr.	Beobachtete Spaltung			
	violett l. P.	violett r. P.	rot l. P.	rot r. P.
07. 137	54	6	2	23
07. 138	102	7	3	32
07. 139	34	1	3	13
07. 140	65	1	4	22
07. 141	104	1	5	21
07. 143	32	1	2	8
07. 144	59	4	3	7
07. 145	45	1	1	11
gefunden: Sa. **495**	**22**		**23**	**137**
theoretisch:	*(**379**,6875)*	*(**126**,5625)*	*(**126**,5625)*	*(**42**,1875)*

In der Tabelle sind die auf Grund der Formel zu erwartenden Zahlen, die genau das Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 wiedergeben, unten in ( ) beigefügt, ein Blick zeigt, daß nicht die geringste Übereinstimmung besteht.

Nun ergibt aber eine weitere Untersuchung der gefundenen Zahlen, daß, wenn man zunächst nur das Verhältnis aller violett : allen rot

betrachtet, man findet 495 + 22 = **517** violett und 23 + 137 = **160** rot. Das ist annähernd das Verhältnis 3 : 1 (genau das Verhältnis wäre *507,75 : 169,25*).

Genau ebenso ist das Verhältnis aller Pflanzen mit langen Pollen zu allen mit runden Pollen ziemlich genau 3 : 1, nämlich **518** : **159**.

Es fragt sich, wie kann ein solches Verhältnis zustande gekommen sein. Eine befriedigende Erklärung der gefundenen Zahlenverhältnisse gibt die von BATESON und PUNNETT aufgestellte Theorie, daß hier zwischen den Faktoren **B** und **L** eine Art von Koppelung bestehe, derart, daß ein solcher Bastard von der Formel **BbLl** die verschiedenen möglichen Sexualzellen **BL**, **Bl**, **bL**, **bl** nicht in gleicher Zahl bildet, wie das sonst die Regel ist, sondern daß die Sexualzellen **BL** und **bl** viel häufiger gebildet werden als die Sexualzellen **Bl** und **bL**.

Wenn man die Annahme macht, daß unser Bastard **BbLl** seine Sexualzellen nicht im Verhältnis **1 BL** : **1 Bl** : **1 bL** : **1 bl** bildet, sondern im Verhältnis: **15 BL** : **1 Bl** : **1 bL** : **15 bl**, und wenn man sich berechnet, wie eine F_2Generation beschaffen sein muß, welche entsteht, wenn ein solcher Bastard mit sich selbst befruchtet wird, dann kommen wir tatsächlich zu Zahlen, die mit den gefundenen sehr weitgehend übereinstimmen.

Führt man die Berechnung aus, so findet man, daß bei diesem gegenseitigen Zahlenverhältnisse der Sexualzellen nicht **9** violett lang : **3** violett rund : **3** rot lang : **1** rot rund erwartet werden muß, sondern **737** violett lang : **31** violett rund : **31** rot lang : **225** rot rund. Mit diesem Verhältnis *737 : 31 : 31 : 225* steht nun tatsächlich das gefundene Verhältnis **495** : **22** : **23** : **137** ziemlich in Einklang. Auf 2 Dezimalen genau dieses Verhältnis wäre *485,75 : 20,43 : 20,43 : 148,29*.

Die Berechnung der Zahlenverhältnisse, die theoretisch für F_2 erwartet werden müssen, wenn die Gameten nicht im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, sondern in einem andern Verhältnis gebildet werden, ist etwas umständlich. Ich gebe deshalb in Tab. XIII S. 163 eine Liste der Zahlenverhältnisse, die auftreten müssen, wenn die verschiedenen Gameten im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, 2 : 1 : 1 : 2 usw. bis n : 1 : 1 : n gebildet werden.

Auch bei *Antirrhinum* habe ich Spaltungsverhältnisse beobachtet, die in keiner anderen Weise gedeutet werden können. So besteht eine Koppelung zwischen den beiden Faktoren **A** und **G**, also zwischen dem einen grundlegenden Faktor für rote Farbe und dem Faktor, der die picturatum-Zeichnung hervorruft.

Tabelle XIII

Verhältniszahlen der Gameten				F_2-Individuen mit			
AB	Ab	aB	ab	beiden dominierenden Merkmalen	nur dem einen dominierenden Merkmal	nur dem andern dominierenden Merkmal	keinem dominierenden Merkmal
1	1	1	1	9	3	3	1
2	1	1	2	22	5	5	4
3	1	1	3	41	7	7	9
4	1	1	4	66	9	9	16
5	1	1	5	97	11	11	25
6	1	1	6	134	13	13	36
7	1	1	7	177	15	15	49
8	1	1	8	226	17	17	64
9	1	1	9	281	19	19	81
10	1	1	10	342	21	21	100
11	1	1	11	409	23	23	121
12	1	1	12	482	25	25	144
13	1	1	13	561	27	27	169
14	1	1	14	646	29	29	196
15	1	1	15	737	31	31	225
16	1	1	16	834	33	33	256
17	1	1	17	937	35	35	289
18	1	1	18	1046	37	37	324
19	1	1	19	1161	39	39	361
20	1	1	20	1282	41	41	400
30	1	1	30	2822	61	61	900
40	1	1	40	4962	81	81	1600
60	1	1	60	11042	121	121	3600
n	1	1	n	$3n^2+4n+2$	$2n+1$	$2n+1$	n^2

Ganz instruktiv ist der folgende Versuch. Es wurden gekreuzt eine Pflanze von der Formel **𝔄𝔄GG**[1]) rot picturatum und eine andere von der Formel **aagg**, gelb ohne den Picturatumfaktor[2]), F_1 war rot picturatum.

In F_2 hätte nun eine Aufspaltung in picturatum, rot und gelb und zwar im Verhältnis **9** picturatum : **3** rot : **4** gelb erfolgen müssen, wenn die Spaltung nach dem gewöhnlichen Schema gegangen wäre. Die im Versuch gefundenen Zahlen zeigen aber ein ganz anderes Verhältnis. Eine solche F_1-Pflanze gab bei Selbstbefruchtung eine Spaltung in **74** rot picturatum, **11** homogen rot, **34** gelb.

Wenn man auch hier eine ähnliche Faktorenkoppelung annimmt, wie in dem vorhin besprochenen *Lathyrus*-Beispiele, wenn man etwa annimmt, daß die viererlei Gameten dieses Bastardes in folgenden Verhältniszahlen gebildet werden: **4 𝔄G : 1 𝔄g : 1 aG : 4 ag**, und wenn man ausrechnet, was dann theoretisch für eine Zusammensetzung der F_2-Generationen sich ergeben muß, so erhält man die Zahlen: ***78*** rot picturatum (gefunden **74**) : ***11*** rot (gefunden **11**) : ***30*** gelb (gefunden **34**).

Es ist nun möglich, die Annahme, daß von solchen Bastarden die verschiedenen Sorten von Sexualzellen in ungleicher Zahl gebildet werden, durch exakte Versuche zu prüfen. Man braucht nämlich nur einen solchen Bastard zurückzukreuzen mit einer Sippe, welche die Faktoren beide nicht enthält. In unserem Fall müßte z. B. der Bastard **𝔄aGg** rückgekreuzt werden mit der gelben **aagg**-P_1-Sippe.

Eine solche Rückkreuzung ergab folgende Zahlen: rot picturatum **90**, rot **22**, gelb **106**. Wenn ein normal spaltender Bastard **𝔄aGg** rückgekreuzt wird mit einer **aagg**-Pflanze, dann muß die so erzielte Nachkommenschaft aus den Farbenkategorien picturatum, rot und gelb im Verhältnis 1 : 1 : 2 bestehen, und wenn der Bastard, wie wir in unserem Falle annehmen müssen, seine Gameten im Verhältnis 4 **𝔄G** : 1 **𝔄g** : **aG** : 4 **ag** bildet, so müssen bei der Rückkreuzung die drei Farbenkategorien in der Häufigkeit **4** picturatum : **1** rot : **4 + 1** gelb auftreten. Mit diesem Verhältnis **4 : 1 : 5** stimmen aber tatsächlich die gefundenen oben genannten Zahlen **90 : 22 : 106** genügend überein. Die Annahme, daß ein solcher Bastard seine Sexualzellen nicht im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1, sondern in der geschilderten abweichenden Häufigkeit n : 1 : 1 : n ausbildet, ist also

[1]) Alle andern Erbeinheiten lasse ich in der Formel der Einfachheit halber weg, sie zeigen nichts Auffälliges.

[2]) Daß diese gelbe Pflanze **gg** war, konnte ihr zwar nicht angesehen werden, es war aber aus anderen Kreuzungsversuchen bekannt. Kreuzungen dieser gelben Pflanze mit roten Pflanzen ergaben nie eine picturatum-F_1, was ja hätte eintreffen müssen, wenn diese gelbe Pflanze **G** enthalten hätte.

durch diese und viele andere in den letzten Jahren ausgeführte Rückkreuzungen bestätigt.

Das nähere Studium dieser Faktoren-Koppelungen hat weiterhin zu einer Fülle von neuer Erkenntnis geführt.

Zunächst ist folgende Feststellung von Interesse: Einen in zwei Faktoren heterozygotischen Bastard **AaBb** kann man auf zweierlei Wegen erhalten: Entweder durch Kreuzung einer Rasse **AABB** mit einer anderen **aabb**, oder aber durch die Kreuzung einer Rasse **AAbb** mit einer anderen **aaBB**.

Das eine Mal entsteht der Bastard aus der Gametenkombination **AB**, $\times$ **ab**, das andere Mal aus der Gametenkombination **Ab** $\times$ **aB**.

Tabelle XIV

Verhältniszahlen Gameten				F_2-Individuen mit			
AB	Ab	aB	ab	beiden dominierenden Merkmalen	nur dem einen dominierenden Merkmal	nur dem andern dominierenden Merkmal	keinem dominierenden Merkmal
1	1	1	1	9	3	3	1
1	2	2	1	19	8	8	1
1	3	3	1	33	15	15	1
1	4	4	1	51	24	24	1
1	5	5	1	73	35	35	1
1	6	6	1	99	48	48	1
1	7	7	1	129	63	63	1
1	8	8	1	163	80	80	1
1	9	9	1	201	99	99	1
1	10	10	1	243	120	120	1
1	11	11	1	289	143	143	1
1	12	12	1	339	168	168	1
1	13	13	1	393	195	195	1
1	14	14	1	451	224	224	1
1	15	15	1	513	255	255	1
1	n	n	1	$2n^2+4n+3$	n^2+2n	n^2+2n	1

Es hat sich nun in allen Versuchen gezeigt, daß, wenn ein Bastard, der nach dem Schema **AB** × **ab** erhalten ist, Koppelung von **A** mit **B** bezw. **a** mit **b** zeigt, immer der nach dem Schema **Ab** × **aB** erzeugte Bastard ebenfalls eine Koppelung aber zwischen **A** und **b** bezw. **a** und **B** zeigt.

Diese Koppelung äußert sich darin, daß ein solcher Bastard seine Gameten nicht im Verhältnis 1 **AB** : 1 **Ab** : 1 **aB** : 1 **ab** bildet, sondern im Verhältnis **1 AB** : **n Ab** : **n aB** : **1 ab**.

In Form eines Schemas stellt sich diese Gesetzmäßigkeit folgendermaßen dar:

P_1	**AABB** × **aabb**	**AAbb** × **aaBB**
F_1	**AaBb**	**AaBb**
Gametenverhältnis	***n*** **AB** : ***1*** **Ab** : ***1*** **aB** : ***n*** **ab**	***1*** **AB** : ***n*** **Ab** : ***n*** **aB** : ***1*** **ab**

Dieses Gametenverhältnis 1 : n : n : 1 gibt in F_2 entsprechende von der sonstigen Regel abweichende Verhältniszahlen. Was für Zahlenverhältnisse dabei auftreten, ist in der Tabelle XIV (S. 165) dargestellt.

Als ein konkretes Beispiel für eine solche Koppelung **1 AB** : ***n*** **Ab** : ***n*** **Ab** : **1 ab** sei ein Versuch von BATESON genannt.

Wir hatten vorhin gehört, daß ein *Lathyrus*-Bastard von der Formel **CCRRBbLl**, der erhalten wurde durch die Kreuzung **CCRRBBLL** (blau, langer Pollen) × **CCRRbbll** (rot, runder Pollen), oder wie wir einmal der Einfachheit halber schreiben wollen, **BBLL** × **bbll** eine Gametenbildung im Verhältnis **15 Ab** : **1 Ab** : **1 aB** : **15 ab** zeigt. Bastarde von der gleichen Formel haben BATESON und PUNNETT nun auch erzeugt durch die Kreuzung **BBll** (blau, rund) × **bbLL** (rot, lang).

F_2 der Bastarde zeigt folgende Zusammensetzung:

Tabelle XV

Kategorien	Gefunden	Zu erwarten waren bei normaler Spaltung		Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:3:3:1		Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:7:7:1		Zu erwarten waren bei einem Gametenverhältnis 1:15:15:1	
Blau, langer Pollen	**226**	(*9*)	*235,8*	(*33*)	*215,8*	(*129*)	*211,6*	(*513*)	209,8
Blau, runder Pollen	**95**	(*3*)	*78,6*	(*15*)	*98,1*	(*63*)	*103,3*	(*255*)	104,3
Rot, langer Pollen	**97**	(*3*)	*78,6*	(*15*)	*98,1*	(*63*)	*103,3*	(*255*)	104,3
Rot, runder Pollen	**1**	(*1*)	*26,2*	(*1*)	*6,5*	(*1*)	*1,6*	(*1*)	0,4

Daß hier keine einfache „normale" Spaltung vorgelegen haben kann, zeigt ein Vergleich der zweiten und dritten Spalte der Tabelle. Daß eine Gametenserie $1 : n : n : 1$ mit $n > 1$ vorgelegen haben muß, ist ebenfalls sicher, wie groß aber n hier anzusetzen ist, das ist schwer zu entscheiden. Genaue Aufschlüsse kann man bei den Gametenverhältnissen $1 : n : n : 1$ nur durch eine Rückkreuzung, entsprechend der eben S. 164 für *Antirrhinum* geschilderten, erhalten.

Auf Fälle von Faktorenkoppelung ist man bisher bei jedem Organismus gestoßen, der überhaupt einigermaßen auf seine Erbfaktoren hin durchuntersucht worden ist. Ganz besonders genau sind von MORGAN und seiner zahlreichen Schule in glänzend durchgeführten umfangreichen Versuchen die Koppelungserscheinungen bei der kleinen Fliege, *Drosophila melanogaster* (früher als *D. ampelophila* bezeichnet), untersucht worden, und diese Arbeiten haben zu ganz bestimmten, wohlbegründeten Vorstellungen über die cytologische Grundlage der Mendelspaltung uud der Koppelungserscheinungen geführt.

Wir müssen, um diese Dinge verstehen zu können, uns deshalb jetzt, ehe wir die Versuche selbst besprechen, etwas mit cytologischen Dingen befassen:

Wir haben den Teil einer Zelle, in dem ihre Arteigenheit begründet ist, als Idioplasma bezeichnet, haben uns aber noch nicht die Frage vorgelegt, wo, in welchen Teilen der Zelle das Idioplasma — ein nur aus der Vererbungslehre gewonnener, kein cytologischer, Begriff — zu suchen sei.

Zunächst hat man versucht, der schon von NAEGELI und später besonders von WEISMANN, O. HERTWIG, STRASBURGER u. a. verfochtenen Anschauung experimentell näher zu kommen, daß — mindestens größtenteils — das Idioplasma im Zellkern lokalisiert zu denken sei. Ursprünglich beruhte diese Ansicht vor allem darauf, daß der ganze verwickelte Vorgang der Kernteilung, der Karyokinese nur verständlich scheint als ein Mittel zur möglichst gleichen Verteilung der Kernbestandteile auf die Tochterzellen. Sehr großes Gewicht wurde dann ferner darauf gelegt, daß die männlichen Sexualzellen so vieler Organismen winzige Gebilde sind, die im wesentlichen nur aus dem Zellkern bestehen, aber trotzdem die Vererbung genau in der gleichen Weise vermitteln, wie die protoplasmareichen großen Eizellen.

Experimentell ist diese Frage zuerst durch Regenerationsversuche angefaßt worden, es zeigte sich dabei, daß kernlose Zellstücke nicht regenerationsfähig sind.

Von ganz anderer Seite her haben BOVERI und seine Schüler zu experimentieren begonnen, nämlich mit Hilfe von Kreuzungsversuchen

zwischen kernlos gemachten Eiern einer Spezies und Sperma einer anderen. Auf diese Weise erhält man Organismen, deren Plasma der einen Spezies, deren Kern einer anderen Spezies angehört. Wenn ein nach diesem Schema angestellter Versuch das Resultat hätte, daß die so erhaltenen „Bastarde" rein väterlichen Charakter haben, so wäre daraus zu entnehmen, daß alle idioplasmatischen Unterschiede zwischen den beiden gekreuzten Arten im Zellkern lokalisiert seien. Ich betone dabei absichtlich das Wort Unterschiede und komme nachher nochmals hierauf zurück. BOVERI versuchte von dieser Überlegung ausgehend künstlich kernlos gemachte Seeigeleier *(Sphaerechinus)* durch Sperma einer anderen Gattung *(Echinus)* zu befruchten. Man bezeichnet eine solche Entwicklung kernloser befruchteter Eier als Merogonie. Die in diesen Versuchen von BOVERI erhaltenen Bastardlarven zeigten tatsächlich fast ganz väterliche Beschaffenheit. Der Versuch spricht also sehr dafür, daß im Zellkern im wesentlichen das Idioplasma lokalisiert ist. Daß GODLEWSKI in analogen Versuchen (Befruchtung kernloser Eier von *Echinus* durch *Antedon*-Sperma) gefunden hatte, daß die Bastarde auch deutlich einzelne mütterliche Charaktere zeigten, beweist nichts gegen die Schlußfolgerung BOVERIS, denn wir wissen aus vielen Beobachtungen, daß in der befruchtungsreifen Eizelle vieler Tiere eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen schon eingeleitet und in bestimmte Bahnen gelenkt ist, daß bestimmte organbildende Bezirke sehr früh differenziert werden. Um also die Einwirkung des mütterlichen Kernes ganz auszuschalten, müßte man ihn schon viel früher aus dem Ei entfernen, d. h. bevor alle diese Entwicklungsprozesse unter seinem Einfluß eingeleitet werden.

Absolut entscheidend sind diese Versuche und viele ähnliche in neuerer Zeit ausgeführte aber schon aus dem Grunde nicht, weil die Bastarde nicht zu völlig entwickelten und vor allem nicht zu geschlechtsreifen Tieren heranwuchsen, es ist also noch nie möglich gewesen, das Verhalten der nächsten Generation, in der erst die Entscheidung fallen würde, zu beobachten. Immerhin sprechen natürlich diese Versuche sehr zugunsten der Annahme, daß die idioplasmatischen Unterschiede zwischen den beiden gekreuzten Arten in den Zellkernen und nicht im Plasma liegen.

Weitgehende Schlußfolgerung in der gleichen Richtung erlauben auch Versuche von HERBST mit Seeigeleiern, die unter dem Einfluß von Chemikalien begonnen hatten, sich parthenogenetisch zu entwickeln und die zur Zeit der Befruchtung mit dem artfremden Sperma bereits ihre Chromosomenzahl — als Beginn der ersten Kernteilung — verdoppelt hatten. Die aus solchen doppelchromosomigen Eiern entstandenen Bastarde waren der Mutter ähnlicher als die aus normalen Eiern erhaltenen.

Wie vorhin schon betont, erlauben derartige Kreuzungsversuche zwischen einer kernlosen Sexualzelle einer Spezies und einer kernhaltigen einer anderen Spezies immer nur einen Schluß darauf, wo die idioplasmatischen Grundlagen der **Verschiedenheit** zwischen den beiden gerade gekreuzten Spezies lokalisiert sind, aber sie erlauben keineswegs — wie sonderbarerweise vielfach angenommen wird — einen Schluß dahin, daß überhaupt das Idioplasma nur im Zellkern zu suchen sei.

Daß im wesentlichen das Idioplasma im Zellkern lokalisiert sei, ist auf Grund aller dieser Überlegungen und Versuche zwar wahrscheinlich, daß das Idioplasma aber ausschließlich im Kern lokalisiert sei, ist keineswegs erwiesen. Daß einzelne Rassenunterschiede auch auf übertragbaren Verschiedenheiten anderer Zellbestandteile — Protoplasma, Chromatophoren — beruhen, ist nach den später in Vorlesung XI zu besprechenden Vererbungsverhältnissen der weißblätterigen Pelargorien und der *albomaculata*-Rassen von *Mirabilis*, *Antirrhinum* u. a. mindestens sehr wahrscheinlich.

Weiterhin sehen wir aber, daß im Zellkern bei der Befruchtung und dann später wieder bei der Bildung der Geschlechtszellen sich Vorgänge abspielen, die mit der größten Wahrscheinlichkeit als die cytologische Grundlage der Mendelspaltung aufzufassen sind, und es besteht heute wohl kaum mehr ein Zweifel, daß alle mendelnden Rassenunterschiede im Zellkern lokalisiert sind, daß also ein Erbfaktor (Gen, Erbeinheit, Grundunterschied) darauf beruht, daß zwei einander im übrigen homologe Teile des Zellkerns der beiden gekreuzten Rassen voneinander irgendwie verschieden sind.

Ich darf wohl den Bau des Zellkerns als bekannt voraussetzen, vor allem daß jede Spezies eine bestimmte Zahl von Chromosomen in ihren Zellkernen hat und daß bei der gewöhnlichen Zellteilung jedes Chromosom durch eine Längsspaltung in zweie zerlegt wird, die dann in die Tochterzellen auseinanderrücken, so daß jede Zelle stets einen vollen „Chromosomensatz“ erhält.

Wenn zwei Sexualzellen oder, wie man in der Vererbungsliteratur sich meist ausdrückt, wenn zwei „Gameten“ z. B. Eizelle uud Spermatozoid eines Farnkrautes zu einer Zygote verschmelzen, vereinigen sich auch die Zellkerne zu einem Zellkern, aber die Chromosomen verschmelzen nicht, sondern der Verschmelzungskern weist doppelt so viel Chromosomen auf als je ein Gametenkern. Diese doppelte „diploide“ Chromosomenzahl führen alle aus der befruchteten Eizelle hervorgehenden Zellen, d. h. in unserem Falle alle Zellen der Farnpflanze, des „Farn-

diplonten". Auf der Farnpflanze entstehen dann später die Sporen, und diese Sporen weisen nun in ihrem Zellkern wieder die einfache „haploide" Chromosomenzahl auf, die wir in den Gameten gefunden hatten. Die Zellteilung, bei welcher die Halbierung der Chromosomenzahl erfolgt, heißt man Reduktionsteilung.

Aus der Spore geht die als Prothallium bezeichnete Entwicklungsstufe des Farnkrauts hervor, der „Farnhaplont", der ebenfalls in allen seinen Zellen die einfache Chromosomenzahl aufweist. Auf diesem Prothallium entstehen die Sexualzellen (Gameten) d. h. hier Spermatozoiden und Eizellen.

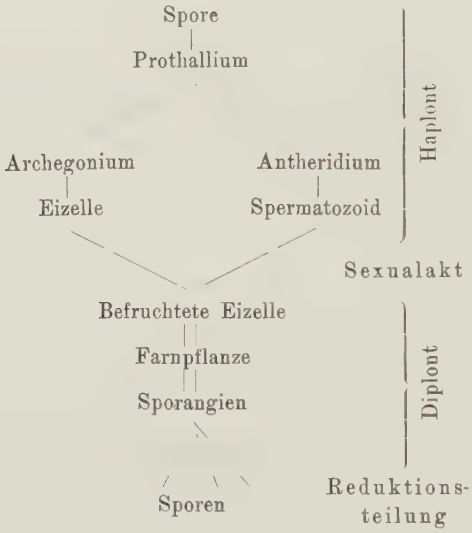


Fig. 56. Entwicklungskreis eines Farnkrautes.

Es wechseln demnach bei diesen Farnen und ebenso bei allen andern sich sexuell fortpflanzenden Organismen eine als Haplont bezeichnete Generation (einfache Chromosomenzahl) und eine als Diplont bezeichnete (doppelte Chromosomenzahl) miteinander ab. In Form eines Schemas ist das für die Farnpflanze in Fig. 56 dargestellt.

Diese beiden Generationen sind bei den verschiedenen Organismen sehr verschieden stark entwickelt. Bei den Moosen (Fig. 57) lebt z. B. der Diplont (die „Mooskapsel") zumeist als Parasit im Haplonten. Bei den Phanerogamen (Fig. 58) ist dagegen der Haplont stark reduziert und lebt als Parasit im Diplonten.

Bei allen höheren Tieren (Fig. 59) ist die haploide Generation sehr stark reduziert, auf die Sexualzellen beschränkt, auf den Diplonten

entstehen also hier bei der Reduktionsteilung unmittelbar die Geschlechtszellen.

Überall finden wir, daß die Sexualzellen in ihren Kernen eine bestimmte Chromosomenzahl, sagen wir einmal allgemein n Chromosomen aufweisen. Eine Lilie *(Lilium)* hat z. B. 12, ein Seegras *(Zostera)* 6, eine Taufliege *(Drosophila melanogaster)* 4 Chromosomen in ihren Geschlechtszellen. Das durch die Vereinigung zweier Sexualzellen entstandene Individuum hat in seinen sämtlichen Kernen die doppelte, diploide Chromosomenzahl $2\,n$. *Lilium* hat 24, *Zostera* 12, *Drosophila* 8 Chromosomen in den Körperzellen. Bei der gewöhnlichen Zellteilung

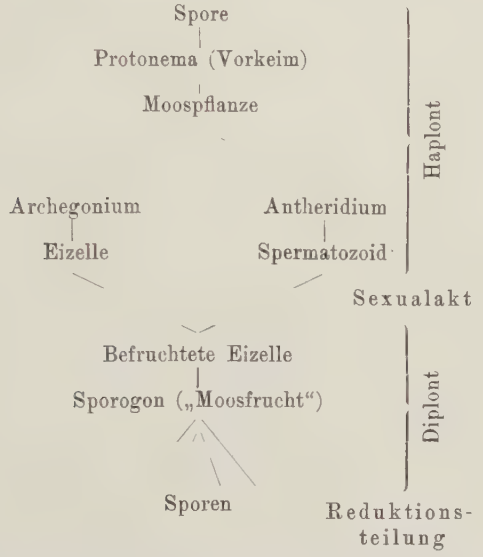


Fig. 57. Entwicklungskreis eines monözischen Mooses.

halbieren sich zunächst alle Chromosomen, es entstehen auf diese Weise $4\,n$ Chromosomen und die eine Hälfte davon bekommt die eine Tochterzelle, die andere Hälfte davon die andere Tochterzelle. Es entstehen also auf diese Weise immer wieder Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl $2\,n$. Bei einer Teilung aber, die der Bildung der Sexualzellen vorausgeht, bei der Reduktionsteilung, findet keine Teilung der vorhandenen $2\,n$ Chromosomen statt, sondern von den vorhandenen $2\,n$ Chromosomen kommt eine Hälfte in die eine und die andere Hälfte in die andere Tochterzelle und es entstehen so wieder Zellen mit der haploiden Chromosomenzahl in ihren Kernen.

Es spricht ferner viel dafür, daß die einzelnen Chromosomen in einer Zelle ungleiche Funktion haben. Jede Keimzelle hat einen einfachen Satz von diesen Chromosomen und eine jede diploide Zelle

enthält diesen Satz zweimal, einmal vom Vater her und einmal von der Mutter.

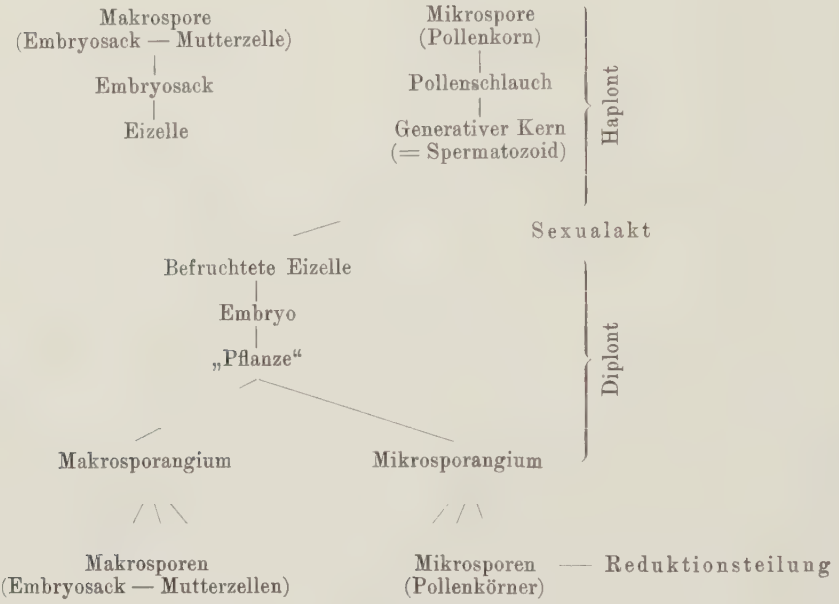


Fig. 58. Entwicklungskreis einer monözischen phanerogamen Pflanze.

Bei der Reduktionsteilung bekommen die Tochterzellen keinen doppelten Satz von Chromosomen mit, also nicht den

Fig. 59. Entwicklungskreis eines monözischen Metazoen (Regenwurm z. B.).

ganzen väterlichen und den **ganzen** mütterlichen Satz, sondern nur einen **einfachen** Satz und zwar verteilen sich dabei wahr-

scheinlich die väterlichen und die mütterlichen Chromosomen rein zufällig auf die Tochterzellen.

Dieser Prozeß könnte ganz wohl die Grundlage der Spaltungserscheinung der Bastarde sein. Wenn man sich rein theoretisch irgend eine Vorstellung machen wollte von den cytologischen Grundlagen der Spaltungsgesetze, so müßte man immer einen ähnlichen Prozeß ausdenken, wie wir ihn an den Chromosomen der Kerne bei der Reduktionsteilung tatsächlich beobachten; ein Prozeß, welcher der Reduktionsteilung entspricht, wird in jeder Theorie über die stofflichen Grundlagen der Spaltungsgesetze immer angenommen werden müssen. Daß wir bei der cytologischen Untersuchung in dem Zellkern und speziell in den Chromosomen nun gerade Gebilde finden, die in ihrem ganzen Verhalten dieser theoretischen Postulation entsprechen, das macht es sehr wahrscheinlich, daß in diesen Organen die „mendelnden" idioplasmatischen Grundunterschiede liegen.

Wir könnten uns, wie jetzt schon des öfteren ausgeführt worden ist, vorstellen, daß das, was wir einen „mendelnden idioplasmatischen Unterschied" nennen, in Wirklichkeit eine kleine Verschiedenheit im feineren Bau zweier homologer Chromosomen sei. Etwa der Unterschied zwischen einem **AA**- und einem **aa**-*Antirrhinum* beruhe darauf, daß ein Chromosom der **AA**-Rasse an einer bestimmten Stelle irgend einen kleinen Unterschied – - eine OH-Gruppe statt eines H-Atoms — aufweise gegenüber dem entsprechenden Chromosom der **aa**-Rasse. Heißen wir die Chromosomen von *Antirrhinum* I, II, III .... usw., und nehmen wir an, im Chromosom III sei der Unterschied zwischen einer **AA**- und einer **aa**-Rasse lokalisiert, so enthält eine Sexualzelle der **AA**-Rasse den Chromosomensatz I II III .... usw., eine Sexualzelle der **aa**-Rasse den Satz I II III_1 ...., wobei durch III bezw. III_1 ausgedrückt ist, daß die beiden Chromosomen etwas verschieden sind, sich im übrigen aber entsprechen. Der Bastard hat dann den Satz I I II II III III_1 .... usw. und wenn bei der Reduktionsteilung wieder haploide Zellen entstehen mit nur je einem Satz von Chromosomen, so müssen sich 50% Zellen I, II, III .... usw. und 50% I, II, III_1 .... usw. ergeben, d. h. 50% der Sexualzellen eines solchen Bastardes müssen identisch sein mit denen der einen P_1-Pflanze, 50% identisch mit denen der anderen P_1-Pflanze. Also gerade das, was das Experiment ergibt, steht mit dem in dieser Weise gedeuteten cytologischen Befund völlig in Einklang. Das spricht dafür, daß vielleicht je ein mendelnder idioplasmatischer Grundunterschied zu identifizieren ist mit einem Unterschied zwischen zwei einander entsprechenden Chromosomen.

Auch die Versuchsergebnisse bei Kreuzung von Rassen, die mehrere Grundunterschiede aufweisen, stehen in Einklang mit den Befunden der Cytologie, wie an einem schematischen Beispiel leicht zu zeigen ist. Wir wollen der Einfachheit halber annehmen, wir hätten einen Organismus mit nur 3 Chromosomen in den Haplonten. Von einem solchen Organismus hätten wir zwischen zwei Rassen drei mendelnde Unterschiede, die auf den Faktoren **A**, **B** und **C** beruhen. Die eine Rasse habe die Erbformel **AABBCC**, die andere die Erbformel **aabbcc**. Wir wollen ferner die drei Chromosomen, die zusammen einen kompletten Satz bilden, als I, II und III bezeichnen und annehmen, der Unterschied zwischen den **A**- und den **a**-Individuen beruhe auf einer Verschiedenheit der beiden Chromosomen I der zwei Rassen, der Unterschied zwischen den **B**- und den **b**-Individuen und zwischen den **C**- und den **c**-Individuen beruhe entsprechend auf den Chromosomen II bezw. III.

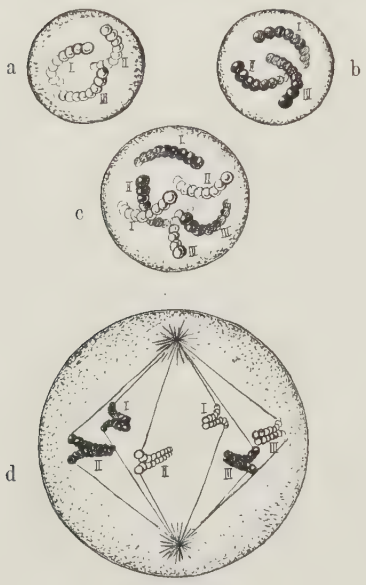


Fig. 60.

Eine Keimzelle, und zwar hier Eizelle der einen (**aabbcc**) Rasse, wollen wir schematisch darstellen in Fig. 60a und eine Keimzelle, und zwar hier ein Spermatozoid der anderen (**AABBCC**) Rasse, in Fig. 60 b.

Eine diploide Zelle des Bastardes zwischen den beiden Rassen kann dann schematisch dargestellt werden wie in Fig. 60c. Fig. 59d stellt ferner eine gewöhnliche Kernteilung in diesem Bastard dar, durch welche immer wieder Zellen wie die in Fig. 60 c abgebildete entstehen, die also die beiden kompletten Chromosomensätze enthalten. Fig. 60 soll die Reduktionsteilung darstellen, und zwar sind gleich alle 4 verschiedenen Modi angegeben, die gleich gut möglich sind, und bei denen immer jede Tochterzelle zwar einen kompletten aus je einem Chromosom I, einem II und einem III bestehenden Satz erhält, wobei aber dieser Satz teils aus „väterlichen“ teils aus „mütterlichen“ Chromosomen besteht..

Wenn wir annehmen, daß jedes

schwarze (väterliche)	Chromosom	I	den	Faktor	**A**
weiße (mütterliche)	„	I	„	„	**a**
schwarze (väterliche)	„	II	„	„	**B**
weiße (mütterliche)	„	II	„	„	**b**
schwarze (väterliche)	„	III	„	„	**C**
weiße (mütterliche)	„	III	„	„	**c**

übermittelt, dann müssen, wie ein Blick auf Fig. 61 zeigt, schon durch diese Chromosomenverteilung gerade die 8 Kategorien von Sexualzellen entstehen, die der Theorie nach ein Bastard von der Formel **AaBbCc** bildet.

Wir könnten uns daher ganz gut vorstellen, daß die Spaltung und Durcheinandermengung der Grundunterschiede, die bei der Gametenbildung eines Bastardes nach der Theorie erfolgen muß, einfach durch diese Verteilung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen bewirkt wird.

Diese Vorstellung scheint aber an dem Umstand zu scheitern, daß sicher in vielen Fällen sehr viel mehr Grundunterschiede mendeln als der betreffende Organismus Chromosomen hat. *Drosophila melanogaster* z. B. hat haploid 4 Chromosomen und man kennt bereits rund 300 Grundunterschiede, *Antirrhinum majus* hat haploid 8 Chromosomen, und ich kenne bereits etwa 150 Grundunterschiede.

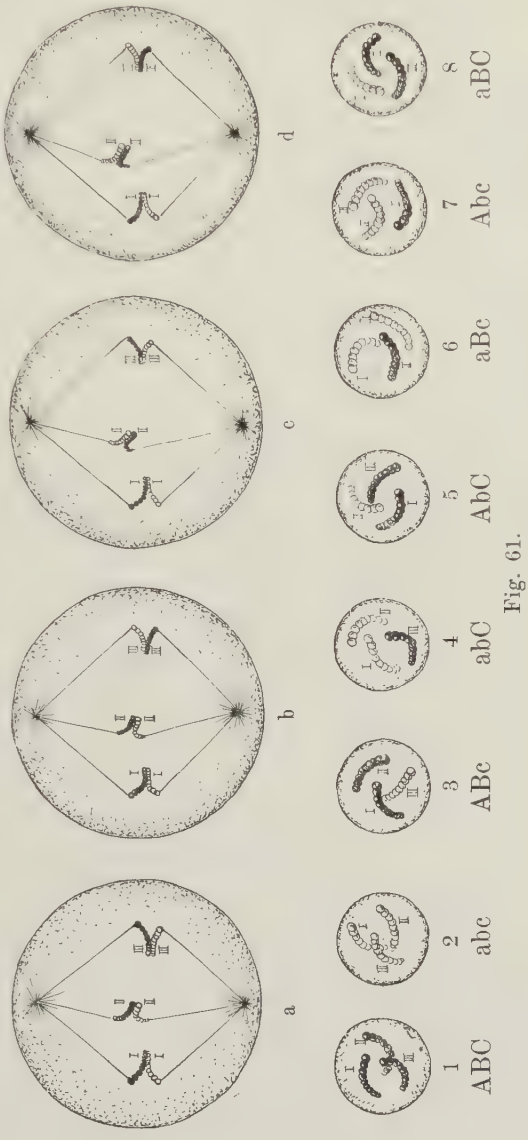


Fig. 61.

Nun zeigt aber die bahnbrechende Durchforschung der Koppelungserscheinungen, die wir MORGAN und seinen Schülern für *Drosophila* verdanken, daß diese rund 300 Grundunterschiede durchaus nicht alle frei voneinander mendeln, sondern daß sie untereinander viele Koppelungen zeigen. Und zwar lassen sich 4 Gruppen von Faktoren unterscheiden, wobei immer die Faktoren einer Gruppe untereinanander gekoppelt sind. Also wir finden so

viele unabhängig voneinander mendelnde **„Gruppen von Faktoren"**, als *Drosophila* Chromosomen hat!

Damit war der Schlüssel zum Verständnis der ganzen Erscheinung gegeben. Weitere Untersuchungen vor allem über den Grad der Koppelung der einzelnen zu je einer solchen Gruppe gehörenden Faktoren führten rasch zu ganz bestimmten Vorstellungen über die der Mendelspaltung zugrunde liegenden cytologischen Vorgänge. Diese Vorstellungen sind die folgenden:

1. Die Chromosomen bestehen aus kettenartig zusammenhängenden Teilstücken. Die einzelnen Glieder der Kette wollen wir weiterhin als Chromomeren bezeichnen. Diese Chromomeren sitzen im Chromosom in einer ganz bestimmten Reihenfolge angeordnet. Vor der Reduktionsteilung legen sich jeweils die beiden einander homologen Chromosomen der beiden Chromosomensätze dicht aneinander und es findet dabei ein Austausch von größeren oder kleineren Stücken der Chromomerenkette statt (crossing over der amerikanischen Autoren), so wie es schematisch in Fig. 62 dargestellt ist. Es entstehen auf diese Weise Chromosomen, die aus Stücken der beiden Ausgangschromosomen zusammengesetzt sind.

2. Die anatomische Grundlage (entwicklungsmechanische Ursache) eines mendelnden Grundunterschiedes ist eine chemische oder physikalische Verschiedenheit im Bau zweier einander entsprechender Chromomeren. Um ein ganz einfaches, früher schon einmal gebrauchtes schematisches Beispiel zu geben, beruhe etwa der Unterschied zwischen einer radiär pelorischen (**ee**) und einer zygomorphen (**EE**) Löwenmaulsippe darauf, daß im Chromomer Nr. 127 des Chromosoms Nr. VI der **E**-Sippe ein **OH**-Molekül sitzt, wo im Chromomer 127 des Chromosoms Nr. VI der **C**-Sippe ein **H**-Atom sitzt.

3. Das „Mendeln", d. h. die Verteilung der einzelnen Grundunterschiede in den überhaupt möglichen Kombinationen auf die Sexualzellen beruht auf zweierlei Dingen: 1. darauf, daß vor der Reduktionsteilung zwischen zwei homologen Chromosomen der in Fig. 62 abgebildete Chromomerenaustausch stattfindet und 2. darauf, daß die Chromosomen der beiden verschiedenen Sätze bei der Reduktionsteilung in der in Fig. 61 dargestellten Weise auf die Tochterzellen verteilt werden. An sich würde allein schon der Vorgang des Chromomerenaustausches (Fig. 62) genügen, um sowohl das freie Mendeln wie auch die Koppelungserscheinungen zu erklären. Nach manchen mikroskopischen Beobachtungen scheint aber auch der — theoretisch überflüssige! — Vorgang der Chromosomenverteilung ebenfalls sichergestellt.

4. Aus 3 folgt, wenn man sich daran erinnert, daß immer größere oder kleinere Stücke der Chromomerenkette und nicht etwa jedes einzelne Chromomer frei für sich vertauscht werden, daß zwei Grundunterschiede, die in zwei verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind, frei voneinander mendeln müssen, daß dagegen zwei Grundunterschiede, die im gleichen Chromosom liegen, zwar auch „mendeln", aber Koppelung zeigen müssen. Es folgt daraus ferner, daß wir bei jeder Pflanzen- und Tierart soviele Gruppen von untereinander gekoppelten Erbfaktoren müssen erkennen können, wie diese Spezies haploid Chromosomen hat.

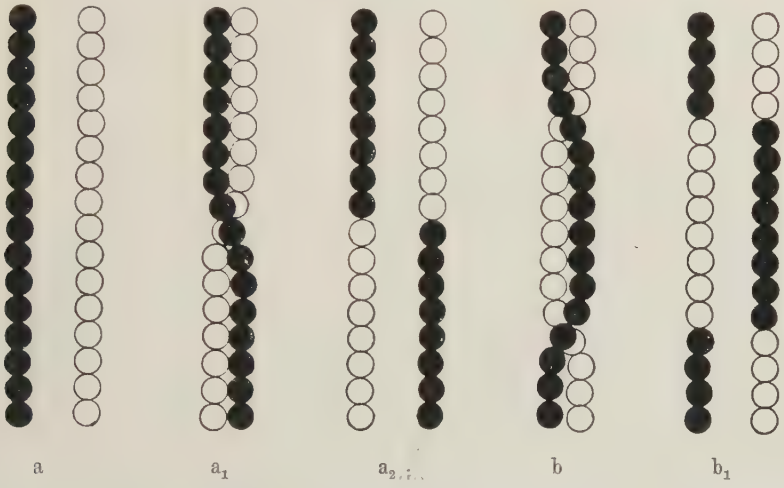


Fig. 62. Schematische Darstellung des Chromomerenaustausches zwischen zwei homologen Chromosomen. a, a_1, a_2 einfacher Austausch (single crossing over), b, b_1 doppelter Austausch (double crossing over).

5. Der Chromomerenaustausch erfolgt im allgemeinen so wie es in Fig. 62 schematisch dargestellt ist, d. h. ein Chromosom zerreißt nur in wenige Stücke. Daraus folgt, daß je weiter zwei Faktoren in den Chromosomen auseinanderliegen, desto größer die Wahrscheinlichkeit ist, daß zwischen ihnen der Riß durchgeht. Sie werden also häufiger auseinander kommen — d. h. eine schwächere Koppelung zeigen — als Faktoren, die in zwei nahe beisammen liegenden Chromomeren lokalisiert sind. Umgekehrt muß der Grad der Koppelung, den zwei Faktoren zeigen, gewissermaßen einen **Maßstab** abgeben **für den Abstand der beiden Chromomeren,** in denen die beiden Faktoren lokalisiert sind.

Betrachten wir nun einmal im Lichte dieser Vorstellungsweise eine Anzahl Kreuzungsversuche mit *Drosophila*.

Wie gesagt, kennen wir für diese Fliege rund 300 Erbfaktoren. Fünf von diesen Faktoren, **Y**, **W**, **V**, **M**, **R**, die alle untereinander eine Koppelung zeigen, d. h. also nach der Theorie im gleichen Chromosom liegen müssen, sind in der nachstehenden Tabelle XVI mit ihren Wirkungsweisen zusammengestellt. Die wilden *Drosophilas* sind, das sei nebenbei bemerkt, alle **YYWWVVMMRR.**

Die nächste Tabelle XVII gibt an, welche Koppelungen diese fünf Faktoren untereinander zeigen. Der Grad der Koppelung ist dabei folgendermaßen ausgedrückt: Wenn ein aus der Kreuzung **Yw** × **yW** entstandener Bastard, **YyWw** keinen Chromomerenaustausch hätte, dann würde er — weil **Y** und **W** im gleichen Chromosom liegen — nur die zweierlei Gameten **Yw** und **yW** bilden. Findet aber ein Chromomerenaustausch statt, dann bildet er die viererlei Gameten **YW**, **Yw**, **yW**, **yw** im Verhältnis $1 : n : n : 1$ aus. Dieses Verhältnis $\boldsymbol{1 : n}$, d. h. die relative Häufigkeit des Chromomerenaustausches (crossing over) gibt unmittelbar einen Gradmesser für die Stärke der Koppelung. In der Tabelle XVII ist in Spalte 2 jeweils der durch Rückkreuzungen (so, wie S. 164 geschildert) gefundene empirische Wert für $1 : n$ und in Spalte 3, der besseren Vergleichbarkeit halber, der Wert dieses Bruches als Dezimalbruch angegeben.

Es zeigt also der Faktor **Y** eine sehr schwache Koppelung mit dem Faktor **R**, d. h. es findet Chromomerenaustausch fast in der Hälfte der Fälle statt. Schon stärker ist die Koppelung **YM**, noch stärker **YV** und am stärksten die Koppelung **YW**. Hier findet ein Chromomerenaustausch nur in 1,1 % aller Fälle statt.

Tabelle XVI

Faktor	Wirkungsweise
Y	**Y** ist Voraussetzung für die normale dunkle Körperfarbe, alle **yy**-Tiere haben gelbe Körperfarbe (yellow).
W	**W** ist Voraussetzung für die normale dunkle Augenfarbe, alle **ww**-Tiere haben weiße Augen (white).
V	**V** ist ebenfalls Voraussetzung für die normale dunkle Augenfarbe, alle **vv**-Tiere haben rote Augen (vermilion).
M	**M** ist Voraussetzung für normale Flügel, alle **mm**-Tiere haben verkürzte „Miniatur"-Flügel (miniature).
R	**R** ist ebenfalls Voraussetzung für normale Flügel, alle **rr**-Tiere haben verkümmerte „rudimentäre" Flügel (rudimentary).

Tabelle XVII

1	2	3
Faktorenpaar	Zeigt in den Versuchen den empirischen Wert 1 : n	Dieser Wert in % ausgedrückt
YW	354/32218	1,1
YV	2117/6221	34,0
YM	1054/3063	34,4
YR	605/1420	42,6
WV	4336/13395	32,4
WM	7591/22910	33,1
WR	894/2136	41,9
VM	50/1640	03,0
VR	183/850	21,5
MR	1562/9295	16,8

Auf Grund der vorhin gehörten theoretischen Vorstellungsweise der MORGANschen Schule müssen wir demnach annehmen, daß in dem Chromosom die Faktoren in der Reihenfolge **YWVMR** liegen.

Zeichnen wir diese fünf Faktoren auf einer Strecke, die das Chromosom darstellen soll, ein und zwar gleich mit Abständen, die den Koppelungswerten entsprechen, die wir zwischen je zwei von diesen Faktoren finden, so bekommen wir folgendes Bild (Fig. 63) von der Verteilung der Faktoren auf dem Chromosom.

Aus der ganzen theoretischen Vorstellung folgt selbstverständlich, daß, wenn z. B. zwischen **Y** und **W** die Koppelungszahl, d. h. in der Theorie die Entfernung, n und zwischen **W** und **V** die Koppelungszahl, d. h. die Entfernung, m gefunden wird, daß dann die Koppelungszahl **YV** $= n + m$ sein muß! Würde diese Gesetzmäßigkeit nicht ganz allgemein in den Versuchen bestätigt gefunden, d. h. ergäbe die Berechnung der Lage eines Faktors aus seinen verschiedenen Koppelungen mit anderen Faktoren nicht immer den gleichen Punkt auf dem als Strecke gedachten Chromosom, dann könnte die ganze Theorie nicht stimmen. Aber gerade dieser Forderung genügen sämtliche Versuchsergebnisse, und das gibt der ganzen Theorie ihre heutige feste Begründung!

Ein Blick auf die Tabelle XVII zeigt, daß tatsächlich die für die Faktoren **Y** und **V** gefundene Koppelungszahl 0,340 ungefähr gleich der Summe der Koppelungszahlen **YW** (0,011) und **WV** (0,324) ist,

auch sonst ist diese Forderung in der Tabelle mit großer Annäherung erfüllt, mit einer Ausnahme, die aber gerade die Regel bestätigt. Diese Ausnahme besteht darin, daß die für zwei Faktoren unmittelbar empirisch gefundenen Koppelungswerte (z. B. der für **YR** gefundene Wert 0,426) immer kleiner sind, als die für die gleichen Faktoren aus ihrer Koppelung mit dazwischen liegenden Faktoren errechnete Zahl (für **YR** die Zahl 0,011 + 0,324 + 0,030 + 0,168 = 0,533). Daß die unmittelbar gefundene Koppelungszahl kleiner sein muß als die auf dem angegebenen Wege errechnete, folgt auch aus der Theorie. Aus ihr folgt sogar noch weiterhin, daß diese Differenz zwischen der gefundenen und der durch Summierung errechneten Zahl um so größer sein muß, je größer absolut genommen die Koppelungszahl ist, d. h. je weiter die beiden Faktoren im Chromosom auseinander liegen. Diese Differenz ist die Folge davon, daß wenn in einem Chromosom ein doppelter Austausch von Teilstücken erfolgt — nach dem Schema von Fig. 62b — daß dann die ganz weit auseinander liegenden Faktoren wieder wie ursprünglich ins gleiche Chromosom zu liegen kommen. Dieser doppelte Austausch von Teilstücken („double crossing over" der amerikanischen Autoren) bedingt also, daß sehr weit auseinander liegende Faktoren kleinere Koppelungszahlen aufweisen, als man zunächst erwarten würde.

Fig. 63. Schematische Darstellung der räumlichen Verteilung der Erbfaktoren **Y, W, V, M, R** in einem Chromosom (Chromosom Nr. I) von *Drosophila*.

Mit Hilfe einer sorgfältigen Durcharbeitung der Koppelungserscheinungen ist es der MORGANschen Schule gelungen, für die vier Chromosomen von *Drosophila* genaue topographische Karten anzufertigen. Die genaue Karte des Chromosoms Nr. I von *Drosophila* ist in Fig 64 abgebildet. Hier ist auf Grund des ganzen bis 1920 vorliegenden Materials die genaue relative Lage der „Faktoren" eingetragen, darunter sind auch die eben besprochenen Faktoren für white, yellow, vermilon, miniature und rudimentary.

Vorläufig ist nur *Drosophila* in dieser Richtung genügend untersucht, und es wird auch nur an wenigen Organismen möglich sein, entsprechende Analysen vorzunehmen, weil man, um einigermaßen brauchbare Zahlen zu bekommen, mit Individuenzahlen arbeiten muß, die in die Hunderttausende gehen. Allein das in Tabelle XVII zusammengestellte Zahlenmaterial beruht auf der Stammbaumzüchtung und Einzeldurchmusterung von mehr als

100000 Fliegen. Bei *Antirrhinum*, dem wohl am zweitbesten in dieser Richtung durchgearbeiteten Organismus, ist heute schon zu sagen, daß die Verhältnisse im wesentlichen ebenso liegen wie bei *Drosophila*. Die insgesamt rund 150 verschiedenen Erbfaktoren, die ich kenne, sind ebenfalls gruppenweise untereinander gekoppelt und zeigen ebenfalls für den einzelnen Fall konstante, für die verschiedenen Faktoren einer solchen Gruppe aber verschiedene Koppelungszahlen. Die ganze Sachlage ist nur dadurch wesentlich verwickelter, daß hier doppelt so viel Chromosomen als bei *Drosophila* vorliegen. Z. B. liegen die Faktoren **S**, **G**, **A**, **X**, $\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_4$ in einem Chromosom zusammen und zwar **S** und **G** nahe zusammen und dann in größerem Abstande davon die Faktoren **X**, **A**, $\mathfrak{A}_1$—$\mathfrak{A}_4$, von denen wir gleich nachher noch hören werden, daß sie wohl in einem Chromomer zusammen liegen.

Diese eben kurz geschilderten Koppelungserscheinungen zeigen aber noch allerhand Komplikationen. So hat die genaue Beobachtung von *Drosophila* ergeben, daß der Grad der Koppelung (d. h. der Wert der Zahl n) und damit die Häufigkeit des Chromomerenaustausches innerhalb gewisser Grenzen durch Außeneinflüsse, speziell durch die Temperatur verändert wird. Für zwei Erbfaktoren „black“ und „purple“, die bei einer normalen Zimmertemperatur von etwa 17° C den Austauschwert (vgl. Tabelle XVII Spalte 3) von 8,3% haben, ergaben sich in Fliegenkulturen die bei anderen Temperaturen erhalten wurden, die folgenden Werte:

Temperatur:	Austauschwerte:
9°	13,5%
13°	13,5 „
17,5°	8,3 „

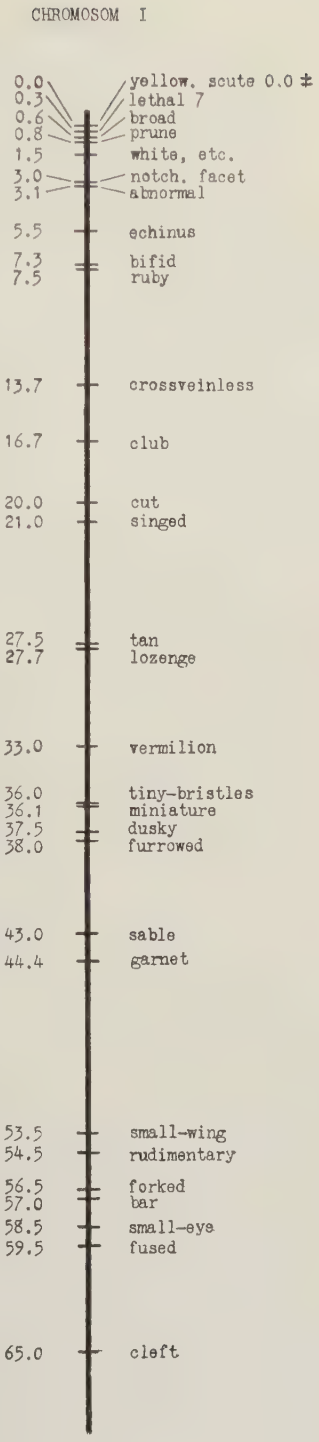


Fig. 64.

Temperatur:	Austauschwerte:
22°	6 %
29°	8,8 „
31°	14 „
32°	15,7 „

Die Temperatur muß also offenbar den ganzen Mechanismus des Chromomerenaustausches stark beeinflussen. Daraus folgt, daß es sehr wesentlich ist, bei der Ausarbeitung einer Chromosomentopographie nur Zuchten zu benutzen, die unter gleichen Kulturbedingungen gehalten werden.

Einen gewissen Einfluß auf den Grad der Koppelung scheint nach Untersuchungen von BRIDGES auch das individuelle Alter der Elterntiere zu haben.

Die größte Störung der Koppelungserscheinungen rührt aber daher, daß es ganz offenbar auch selbst wieder mendelnde Faktoren gibt, die sich im wesentlichen darin äußern, daß sie den Austausch der Chromomeren erleichtern oder erschweren. Es würde aber viel zu weit führen, wenn wir auf diese noch ganz im Fluß befindlichen Untersuchungen näher eingehen wollten. Sie sind zusammenfassend in dem jetzt in deutscher Übersetzung vorliegenden MORGANschen Buche über die stofflichen Grundlagen der Vererbung besprochen.

Ferner können durch die früher (S. 157) schon besprochenen Lethal-Faktoren sehr eigenartige Koppelungsstörungen bedingt werden. Auch für ein weiteres Studium dieser Fragen darf ich hier aber wohl auf das eben genannte MORGAN-NACHTSHEIMsche Buch verweisen.

Solche Faktorenkoppelungen können den Verlauf der Vererbung ganz ungemein verwickelt machen, besonders, wenn gleichzeitig noch andere Störungen mitwirken. Das sei zum Schluß dieser Vorlesung noch an einem sehr schön durchgearbeiteten Versuch gezeigt. Die andere Störung, die hier mitspielt und von der wir bisher noch nicht gesprochen haben, besteht darin, daß die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen ein und desselben Bastards verschieden sind. Dies ist der Fall bei der Vererbung der Blütenfüllung der Levkoien (*Matthiola annua*). Hierüber hat Miß E. SAUNDERS mustergiltige Versuche durchgeführt.

„Gefüllte" Blüten kommen bei sehr zahlreichen Pflanzen vor, denken Sie an Rosen, Nelken, Azaleen, Petunien usw. Morphologisch kann die Füllung sehr verschiedener Art sein, kann auf Vermehrung der Zahl der Blumenblätter, auf Umwandlung der Staubblätter in Blumenblätter oder auf anderen Ursachen beruhen. Bei Kreuzung von

gefüllten mit einfach blühenden Rassen erfolgt im allgemeinen eine regelrechte Mendelspaltung. Völlig abweichend von dem sonst Gewohnten ist die Vererbung der Blütenfüllung aber bei den Levkoien.

Die Füllung beruht hier darauf, daß an Stelle der Staubgefäße und des Fruchtknotens ein Büschel von blumenblattartigen Gebilden sitzt. Diese gefüllten Blüten sind völlig unfruchtbar.

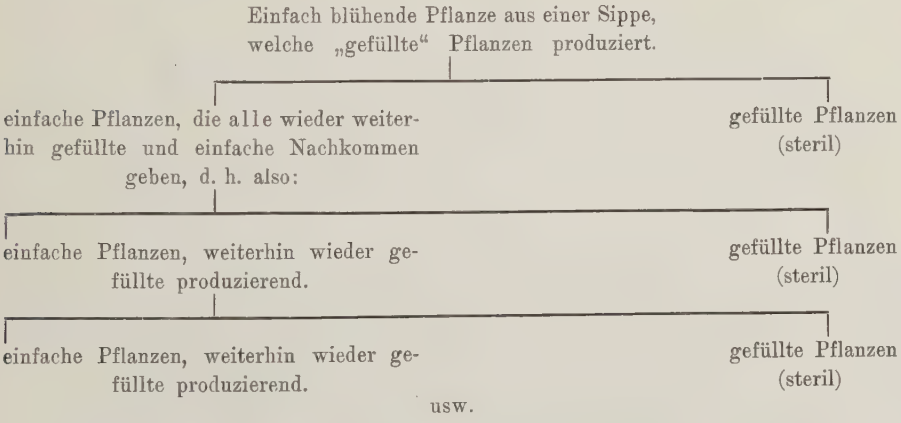
Eine Pflanze hat immer entweder nur ungefüllte oder nur gefüllte Blüten, und man kann nicht etwa durch schlechte Ernährung eine gefüllte Pflanze dazu bringen, daß sie auch einige einfache ungefüllte Blüten bildet, was bei manchen andern gefüllten Sippen leicht möglich ist.

Man kann von einer gefüllten Pflanze nie Samen bekommen, weil sie eben nur Blüten ohne Sexualorgane trägt. Trotzdem bekommt man im Handel Samen von „gefüllten Levkoien", aber es hat damit eine sehr eigentümliche Bewandtnis. Außer den gefüllten Levkoien gibt es nämlich auch nicht gefüllte und zwar von zweierlei Art:

1. solche, die bei Selbstbefruchtung ganz konstant sind, immer nur wieder ungefüllte Pflanzen geben, und
2. solche, die bei Selbstbefruchtung stets einen gewissen Prozentsatz gefüllter Pflanzen ergeben.

Man kann also von den gefüllten Pflanzen selbst keine Samen bekommen, wohl aber von einer Sippe, die immer neben einfachen auch gefüllte Individuen produziert.

In Form eines Stammbaumes ist die Fortpflanzung der gefüllten Levkoien folgende:



Diese eigentümliche Vererbung der gefüllten Levkoien ist den Gärtnern lange bekannt. Miß SAUNDERS hat nun systematische Kreuzungsversuche gemacht zwischen konstanten einfachen und diesen sonderbaren ständig in „gefüllt" und „einfach" spaltenden Rassen.

Man kann wie jede Kreuzung auch diese in doppelter Weise ausführen 1. konstante einfache Rasse als weiblich × spaltende Rasse als männlich und 2. umgekehrt: spaltende Rasse als weiblich × konstante Rasse als männlich. In beiden reziproken Kreuzungen bestand F_1 ganz einheitlich nur aus ungefüllten Pflanzen, aber F_2 zeigte in den beiden Fällen ein verschiedenes Verhalten, das wohl am besten in Form eines Schemas darstellbar ist:

P_1	konstant einfach ♀ × einfach aus spaltender Sippe ♂	einfach aus spaltender Sippe ♀ × konstant einfach ♂
F_1	alle einfach	alle einfach
F_2	**alle** F_1-Pflanzen haben in ihrer Nachkommenschaft einfache **und** gefüllte Individuen	ein Teil der F_1-Pflanzen gibt in F_2 **nur** einfache Individuen, ein anderer Teil gibt einfache **und** gefüllte Individuen.

Ein solcher Befund wäre zu erwarten, wenn: erstens Einfachheit der Blüten bedingt wäre durch einen mendelnden Faktor, der etwa **E** heißen soll. Alle **EE**- bezw. **Ee**-Pflanzen wären dann einfach, alle **ee**-Pflanzen **gefüllt**, und wenn zweitens alle **Ee**-Pflanzen zwar, wie nach den Spaltungsgesetzen zu erwarten ist, 50% **E**- und 50% **e**-Eizellen, aber **nur ee**-Pollenkörner produzierten. Eine **Ee**-Pflanze, d. h. ein Individuum der „gefüllte produzierenden" Sippe, würde dann bei Selbstbefruchtung ergeben:

50% Pflanzen **Ee**; d. h. h. einfache, weiterhin wieder spaltende Pflanzen.

50% Pflanzen **ee**, d. h. gefüllte Pflanzen.

Die Kreuzung einer konstant einfachen, d. h. **EE**-Pflanze, mit einer „gefüllte produzierenden", d. h. **Ee**-Pflanze, müßte dann, je nachdem, ob die **Ee**-Pflanze als Vater oder als Mutter verwendet wird, verschiedene Resultate geben, nämlich:

[1])	konstant einfach ♀	×	einfach „gefüllt produzierend" ♂
P_1	**EE**		**Ee** (alle Pollenkörner **e**!)
F_1	alle **Ee**, d. h. alle alle einfach.		
F_2	alle spaltend in einfache und gefüllte.		

[2])	einfach „gefüllte produzierend" ♀	×	konstant einfach ♂
P_1	**Ee** (Eizellen teils **E**, teils **e**.)		**EE**
F_1	50% Pflanzen **EE** 50% Pflanzen **Ee**	}	d. h. äußerlich alle einfach.
F_2	50% der F_1-Pflanzen bleiben konstant einfach. 50% der F_1-Pflanzen spalten in einfache und gefüllte.		

Also das in den Versuchen Gefundene wäre auf Grund dieser theoretischen Annahme zu erwarten.

Die Sachlage ist aber dennoch wesentlich verwickelter. Auf Grund der eben besprochenen Theorie wäre zu erwarten, daß jede Ee-Pflanze zu gleichen Teilen gefüllte und einfache Nachkommen hat, das ist aber nicht der Fall, sondern das gefundene Verhältnis von gefüllt zu einfach ist ziemlich genau — aus sehr großen empirischen Zahlen berechnet — **9 : 7** (genau 9 — x : 7 + x, wobei x < 1).

Miß SAUNDERS nimmt deshalb an, daß Einfachheit der Blüten hier abhängt von zwei Erbfaktoren **X** und **Y**; nur Pflanzen, welche beide Faktoren enthalten, also **X und Y** in ihrer Formel haben, sind einfach, alle andern sind gefüllt. Ferner seien die „gefüllte produduzierende" Sippen **XxYy** und es bestände eine Koppelung derart, daß diese Pflanze ihre Eizellen in folgendem Verhältnis ausbilden: **7 XY : 1 Xy : 1 xY : 7 xy**, während ihre Pollenkörner alle **xy** sind. Aus Selbstbefruchtung von solchen Pflanzen müssen tatsächlich entstehen:

7 Teile **XxXy** = einfach *(7)*
1 Teil **Xxyy**
1 Teil **xxYy** } = gefüllt *(9)*.
7 Teile **xxyy**

Das ist das in den Versuchen gefundene Verhältnis.

Die konstant einfachen Pflanzen sind nach der Annahme **XXYY**, und die beiden reziproken Kreuzungen zwischen konstant einfach und „gefüllte produzierend"-einfach stellen sich jetzt folgendermaßen dar:

[1]) konstant einfach ♀ × „gefüllte produzierend" einfach ♂
P₁ (Gameten alle **XY**.) (Pollen alle **xy**!)
F₁ alle **XxYy**, d. h. äußerlich einfach.
F₂ alle F₁-Pflanzen spalten.

[2]) „gefüllte produzierend" einfach ♀ × konstant einfach ♂
P₁ (Eizellen 7 XY, 1 Xy, 1 xY, 7 xy.) (Gameten alle XY.)
F₁ vier Kategorien von Pflanzen, nämlich

7 Teile **XXYY**
1 Teil **XXYy** } alle äußerlich einfach.
1 Teil **XxYY**
7 Teile **XxYy**

F₂ 7 Teile der F₁-Pflanzen (die **XXYY**) erweisen sich als konstant.

9 Teile (die **YXYy**, **XxYY** und **XxYy**) spalten in gefüllte und einfache Pflanzen.

Es läßt sich also die ganze eigentümliche Vererbungsweise der gefüllten Levkoien in dieser Weise verstehen.

Es spielen bei diesem Falle — einem der verwickelsten, der bisher analysiert wurde — noch weitere Koppelungen zwischen den Faktoren **X** und **Y** mit einem oder einigen Farbenfaktoren eine Rolle, es würde aber zu weit führen hier alle diese Einzelheiten zu besprechen.

In einem gewissen Gegensatz zu dieser Darstellung der Vererbung der Blütenfüllung der Levkoien steht die bei den Gärtnern allgemein verbreitete Ansicht, daß es möglich ist, durch eine bestimmte Behandlung, oder besser gesagt Mißhandlung der Mutterpflanze den Prozentsatz der gefüllten Nachkommen zu beeinflussen, die eine geselbstete „gefüllte produzierende" einfache Levkoienpflanze hervorbringt. Das erklärt sich nach den Versuchen von Miß SAUNDERS dadurch, daß die Samen, aus denen gefüllte Pflanzen entstehen, sehr wesentlich widerstandsfähiger gegen allerhand Schädigungen sind als die Samen der gleichen Mutterpflanze, aus denen einfache Pflanzen hervorgehen.

Als eine Koppelung und zwar im Gegensatz zu den bisher besprochenen Koppelungen als eine völlig absolute d. h. ganz ohne Faktorenaustausch äußert es sich im Erbgange, wenn mehrere Erbfaktoren im gleichen Chromomer lokalisiert sind. In der englisch-amerikanischen Literatur wird diese Erscheinung mit dem wenig glücklich gewählten Ausdruck „multiple allelomorphisme" bezeichnet. Wir wollen solche in einem Chromomer zusammenliegende Erbfaktoren als unilocale Faktoren bezeichnen.

Wir kennen Gruppen unilocaler Faktoren heute bereits in großer Zahl, von Pflanzen und von Tieren, so auch besonders von *Antirrhinum* und *Drosophila*.

Bei *Antirrhinum* gibt es z. B. eine durch die Faktoren $\mathfrak{A}_1\,\mathfrak{A}_1$, $\mathfrak{A}_2$ usw. bedingte Serie von Farbenrassen, die ich als „elfenbein", „elfenbein mit Tönung", „blaß fleischfarbig", fleischfarbig", „blaßrot", „elfenbein mit Fleckchen", „gestreift" und „rot" bezeichne. „Elfenbein" ist rein elfenbeinfarbig wie Fig. 1, Taf. I, „elfenbein mit Tönung" ist ebenfalls rein elfenbeinfarbig, nur wenn diese Sippe gleichzeitig „gehörnt", („cornuta") ist, was auf einem besondern Faktor beruht, dann zeigt sie in der Basis der „Hörnchen" eine leichte Spur von roter Färbung. Man kann also die beiden Sippen „elfenbein" und „elfenbein mit Tönung" nur in cornuta-Pflanzen unterscheiden. Blaßfleischfarbig zeigt in der ganzen Blüte, besonders in der Röhre eine leichte rötliche Tönung[1]). „Fleischfarbig" zeigt diese Färbung wesentlich dunkler, die Blüten sind blaßrosa gefärbt. „Blaßrot" ist dunkelrosa.

[1]) dd-Pflanzen (weißröhrige) dieser fleischfarbigen Sippen sind kaum von „elfenbein" äußerlich verschieden.

„Elfenbein mit Fleckchen" ist elfenbeinfarbig und hat darauf blaß verwaschene, rosa gefärbte Fleckchen sitzen, die je nach der Temperatur und Belichtungsintensität unter der die Pflanzen gehalten werden, sehr verschieden deutlich sind. Im Frühjahr und Herbst sind die Fleckchen sehr deutlich, im Sommer macht es oft Mühe, diese Sippe von rein elfenbeinfarbigen Sippen zu unterscheiden. „Gestreift" zeigt auf elfenbeinfarbigem Grunde scharf umrissene dunkelrote Fleckchen und Streifchen. „Rot" ist das typische rot von Fig. 2 Tafel I. Mit Ausnahme von „rot" und „gestreift", die alte bekannte Handelsrassen sind, sind alle diese Sippen in meinen Kulturen durch Mutation entstanden.

Die, haploiden, Erbformeln dieser 7 Sippen sind nachstehend angegeben:

rot = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{A}_2\ \mathfrak{A}_3\ \mathfrak{A}_4\ \mathfrak{J}_1\ \mathfrak{J}_2$
gestreift = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{A}_2\ \mathfrak{A}_3\ \mathfrak{A}_4\ \mathfrak{J}_1\ \mathfrak{i}_2$
elfenbein mit Fleckchen = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{A}_2\ \mathfrak{A}_3\ \mathfrak{A}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$
blaßrot = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{A}_2\ \mathfrak{A}_3\ \mathfrak{a}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$
fleischfarbig = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{A}_2\ \mathfrak{a}_3\ \mathfrak{a}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$
blaß fleischfarbig = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{A}_1\ \mathfrak{a}_2\ \mathfrak{a}_3\ \mathfrak{a}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$
elfenbein mit Tönung = $\mathfrak{A}\ \mathfrak{a}_1\ \mathfrak{a}_2\ \mathfrak{a}_3\ \mathfrak{a}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$
elfenbein = $\mathfrak{a}\ \mathfrak{a}_1\ \mathfrak{a}_2\ \mathfrak{a}_3\ \mathfrak{a}_4\ \mathfrak{i}_1\ \mathfrak{i}_2$

Bei Kreuzung untereinander sind diese Sippen von elfenbein angefangen immer die eine epistatisch über die andere, d. h. rot ist epistatisch über alle, gestreift über alle mit Ausnahme von rot usw.

Dazu kommt nun aber noch als Novum, daß jede dieser Sippen mit jeder anderen von ihnen nach dem Ein-Faktor-Schema aufmendelt, d. h. alle diese Faktoren sind untereinander im Erbgange absolut, d. h. ohne jeden Faktorenaustausch gekoppelt, müssen demnach alle im gleichen Chromomer liegen. Zu diesem gleichen Schlusse führt auch die Beobachtung, daß alle diese Faktoren mit andern im gleichen Chromosom (aber in einem andern Chromomer!) liegenden Faktoren die gleiche Koppelungsintensität zeigen, z. B. mit den beiden früher schon genannten Faktoren **S** und **G**.

Wie vorhin schon gesagt, kennen wir solche unilocale Faktoren auch bei andern Organismen, vor allem bei *Drosophila*, ferner bei Mäusen, Ratten, Kaninchen usw. bereits in großer Zahl.

Schon diese Beobachtungen über die Koppelungserscheinungen haben weitgehende Schlüsse auf die cytologischen, die Mendelspaltung verursachenden Vorgänge geworfen. Noch einen ganz beträchtlichen Schritt weiter kommen wir in dieser Richtung, wenn wir auch die über

die Geschlechtsvererbung bekannten Tatsachen mit zu Rate ziehen. Wir müssen deshalb hier erst einmal die Besprechung der Koppelungserscheinungen abbrechen und uns dem Thema Geschlechtsvererbung zuwenden.

Vorlesung X

Vererbung des Geschlechts I. — Verschiedene Arten der Geschlechtstrennung. — Beispiele von Sexualsymbiose. — Theorie der mendelnden Vererbung des Geschlechtsunterschiedes bei den zweigeschlechtlichen Organismen. — „Faktorenkoppelung" in der Geschlechtsvererbung

Bei allen Organismen, die eine geschlechtliche Fortpflanzung haben, können wir, wie in der letzten Vorlesung S. 160 besprochen, zwei verschiedene Generationen unterscheiden. Häufig sind diese Generationen sehr deutlich erkennbar, z. B. bei den Farnen, wo der Prothallium genannte Haplont (Gametophyt) sehr deutlich von dem Diplonten (Sporophyt), d. h. der Farnpflanze verschieden ist. Der Haplont hat die halbe Chromosomenzahl wie der Diplont und die Generationsfolge ist die, daß aus der befruchteten Eizelle der Diplont (d. i. die Farnpflanze) hervorgeht. Dieser bildet die „Sporen" und bei der Bildung der Sporen findet die Reduktionsteilung statt. Die Spore ist also die erste Zelle des Haplonten, d. h. hier des Prothalliums, aus dem sich die Sexualorgane entwickeln.

Genau den gleichen Generationswechsel zwischen einem Haplonten (1 x Chromosomen) und einem Diplonten (2 x Chromosomen) haben wir bei allen Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Nur ist bald der Haplont sehr stark reduziert (bei den höheren Pflanzen [Phanerogamen- und fast allen Tieren), bald der Diplont (bei vielen Algen z. B. *Coleochaete*), bald sind die beiden Generationen ungefähr gleich stark entwickelt (bei manchen Algen, wie *Dictyota*, *Polysiphonia* u. a.).

Morphologisch sind der Regel nach die beiden Generationen sehr stark verschieden, denken sie an die Unterschiede zwischen einem Farnprothallium und einem Farnkraut, oder an die Sachlache bei den meisten Tieren. Es sind aber auch Fälle bekannt, wo die beiden Generationen morphologisch nicht oder fast nicht verschieden sind, wie bei den eben schon genannten Algen *Dictyota* und *Polysiphonia*.

Geschlechtstrennung kann nun in der einen ebensowohl wie in der anderen Generation vorkommen, aber selbstverständlich sind eine Geschlechtstrennung in der haploiden Generation, z. B. in einem getrenntgeschlechtlichen Mose, und Geschlechtstrennung in der diploiden Generation ganz verschiedene Dinge. Jede „einge-

schlechtliche" phanerogame Pflanze, etwa eine Löwenmaulpflanze ist immer getrenntgeschlechtlich im Gametophyten, also getrenntgeschlechtlich in dem Sinne wie ein getrenntgeschlechtliches Moos! Das wird merkwürdig oft durcheinander geworfen. Es wäre deshalb besser, für Geschlechtstrennung im Haplonten und für Geschlechtstrennung im Diplonten ganz verschiedene Termini zu gebrauchen, wie BLAKESLEE vorgeschlagen hat.

Alles, was wir über Geschlechtsvererbung wissen, bezieht sich auf die Geschlechtstrennung im Diplonten, und wenn im folgenden von Geschlechtstrennung die Rede ist, so bezieht sich das auch immer nur auf Geschlechtstrennung in dieser Generation.

Es schien mir notwendig, um Konfusionen vorzubeugen, hierauf wenigstens mit ein paar Worten einzugehen.

Bei vielen Tieren und vor allem bei sehr vielen Pflanzen werden die beiderlei Geschlechtsorgane auf ein und demselben Diplonten entwickelt. Andere Tiere und Pflanzen haben Diplonten, welche nur männlich, und andere, welche nur weiblich sind. Man heißt diese Organismen dann „Zwitter".

Zweifellos ist der zwitterige Zustand — d. h. beiderlei Geschlechtsorgane auf dem gleichen Individuum — der ursprüngliche. Von zwitterigen Vorfahren stammen die verschiedenerlei getrennt geschlechtlichen Organismen ab. Die Mehrzahl der Pflanzen befindet sich in diesem primären zwitterigen Zustand. Bei den Tieren finden wir vorwiegend Geschlechtstrennung, und wohl die meisten zwitterigen Tiere sind erst sekundär wieder zwitterig geworden. Wie CORRENS wohl sehr mit Recht betont, ist diese sekundäre Zwitterigkeit der meisten tierischen Zwitter, oder die sekundäre Zwitterigkeit, die wir auch von einzelnen Pflanzen, so nach SHULLS Untersuchungen bei *Melandrium* kennen, etwas ganz anderes als die primäre Zwitterigkeit. Man darf nicht ohne weiteres Schlüsse von der einen auf die andere ziehen.

Die beiden Kategorien — „beiderlei Sexualorgane auf einem Individuum (Hermaphroditen, Zwitter)" und „Trennung der Geschlechter in Männchen und Weibchen" — sind nun aber keineswegs die einzigen, die sich unterscheiden lassen. Bei den Tieren kommt man zwar im großen und ganzen mit diesen beiden Kategorien aus[1]), bei den Pflanzen aber durchaus nicht.

Wir kennen unter den Pflanzen Spezies, bei denen es reine Männchen und reine Weibchen und außerdem aber noch ebenso zahlreich oder noch zahlreicher Zwitter gibt, ferner Pflanzen mit Zwitterindividuen und reinen Männchen oder mit Zwitterindividuen und

[1]) Es gibt aber auch Tiere mit komplizierter Geschlechtsverteilung.

reinen Weibchen. So bei der in Fig. 65 dargestellten *Silene dichotoma*. Hier kommen übrigens neben Zwittern (Fig. 65), A) nicht bloß einerlei sondern zwei, vielleicht sogar mehrerlei verschiedene Sorten von „Weibchen" vor (Fig. 65 B, C). Die Zwitterindividuen selbst können bei den Pflanzen sehr verschiedener Art sein, es kann ein Zwitter immer beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben („zwitterblütig" im engeren Sinne sein), oder er kann männliche und weibliche Sexualorgane zwar auf einem Individuum, aber in verschiedenen Blüten tragen (einhäusige, monözische Pflanzen). Ferner kommt nicht selten der Fall vor, daß

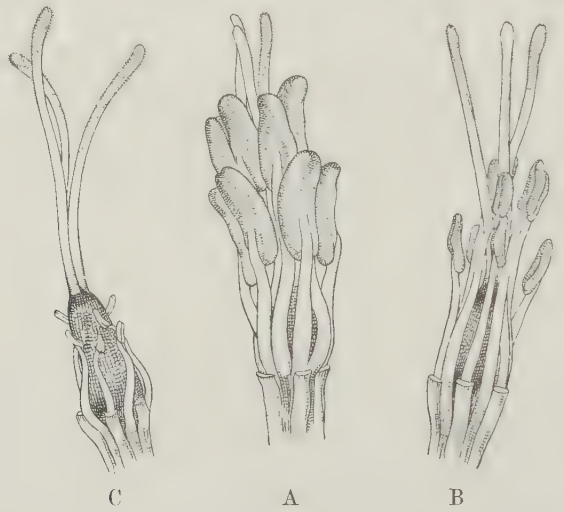


Fig. 65. Drei Geschlechtsformen von *Silene dichotoma* (Blüten ohne Kelch und Blumenblätter gezeichnet). (Nach CORRENS.) A zwitterige Pflanze, B und C weibliche Pflanzen, B hat noch deutlich entwickelte, aber funktionslose Antheren, C hat nur ganz kleine Antherenreste.

die Zwitterindividuen Zwitterblüten und daneben rein männliche und rein weibliche Blüten haben. Alle diese Pflanzen, welche mehr als zweierlei Geschlechtsindividuen haben, heißt man polyözische Pflanzen. In Hinsicht auf die Geschlechtstrennung besteht bei den Pflanzen also eine sehr große Mannigfaltigkeit. Der bei den Tieren vorkommende Fall einer Differenzierung von „Männchen" und „Weibchen" ist nur ein Spezialfall von den vielen möglichen Arten der Geschlechtstrennung.

Darüber, wie bei den polyözischen Pflanzen die Geschlechtsform vererbt wird, ist in den letzten Jahren ein reiches Tatsachenmaterial zusammengebracht worden. Es liegen hier sehr eigenartige Verhältnisse vor, die aber noch nicht recht verständlich und übersehbar sind.

Ich will deswegen über diese Fragen mich sehr kurz fassen, mich darauf beschränken, Ihnen einige der wichtigsten Tatsachen mitzuteilen.

Bei weitem die umfassendsten Versuche über die Vererbung der Geschlechtsformen hat CORRENS ausgeführt, und zu ähnlichen Resultaten wie er ist auch der dänische Botaniker RAUNKJAER gekommen.

Die Versuche von CORRENS ergaben und diejenigen RAUNKJAERS stimmen damit überein, daß jede Geschlechtsform vorwiegend, teilweise sogar fast ausschließlich, wieder sich selbst hervorbringt. Ein Beispiel macht das wohl am besten klar: Von *Satureia hortensis* hatte CORRENS zweierlei Geschlechtsformen zur Verfügung, eine mit nur weiblichen und eine mit weiblichen und zwitterigen Blüten auf einem Stocke. Aus Samen von rein weiblichen Stöcken erhielt er fast ausschließlich Pflanzen, die ebenfalls rein weiblich waren, aus Samen von den Stöcken mit weiblichen und zwitterigen Blüten — und zwar einerlei, ob von deren weiblichen oder deren zwitterigen Blüten stammend — neben einigen rein weiblichen vorwiegend wieder Pflanzen mit diesen beiderlei Blüten. Analoge Verhältnisse fand CORRENS bei *Silene inflata*, *Silene dichotoma* u. a.

Dabei ist beachtenswert, daß nur die Stöcke mit beiderlei Blüten durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden können. Die rein weiblichen Stöcke dagegen müssen immer durch Pollen von den Stöcken mit beiderlei Blüten bestäubt werden. Trotzdem sind, wie gesagt, die Nachkommen dieser weiblichen Stöcke fast ausschließlich rein weiblich.

Die Pflanzen von *Satureia hortensis*, die weibliche und zwittrige Blüten tragen, sind durch Außeneinflüsse in ihrem Geschlecht sehr weitgehend modifizierbar, sie können durch schlechte Ernährung im weitesten Sinne des Wortes veranlaßt werden, nur weibliche Blüten zu produzieren, während umgekehrt allerdings durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse die Bildung von weiblichen Blüten nicht ganz unterdrückt werden konnte, aber das nur, weil es in praxi nicht möglich war, alle Blütenknospen in „besonders günstige" Ernährungsverhältnisse zu bringen.

Entsprechende Resultate haben in Versuchen mit *Mercurialis annua (Euphorbiaceae)* BITTER und STRASSBURGER gefunden. Man glaubte früher, daß es von dieser Pflanze nur Weibchen und Männchen gebe, später fand man dann aber, daß isolierte Weibchen ziemlich reichlich Samen ergeben, und man dachte da zuerst, daß ein Fall von Parthenogenesis vorliege. BITTER hat aber zeigen können, daß die scheinbar rein weiblichen Pflanzen wohl alle einzelne ganz versteckt liegende männliche Blüten tragen, und daß der Pollen dieser eigenen männlichen Blüten genügt, um eine ganze Anzahl der weiblichen Blüten

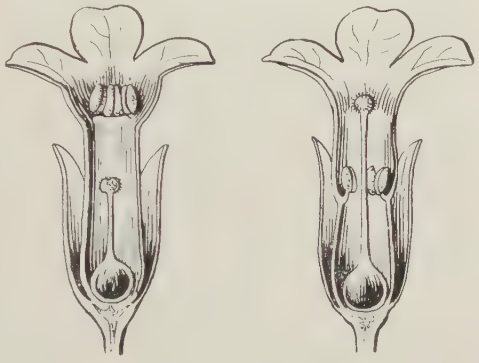
zu befruchten. Wir haben also bei *Mercurialis annua* keine gewöhnliche zweigeschlechtliche Spezies, sondern die Art besteht aus Männchen und aus nahezu rein weiblichen Hermaphroditen, um einmal diesen Ausdruck zu gebrauchen.

Von Interesse ist es, daß diese Hermaphroditen bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder ihresgleichen produzieren. BITTER bekam in seinen Versuchen aus solchen Samen 723 Hermaphroditen und 21 typische reine Männchen. Die gleichen Pflanzen, die bei Selbstbefruchtung fast ausschließlich wieder Hermaphroditen geben, geben bei Befruchtung durch Pollen von rein männlichen Pflanzen 50% Männchen und 50% Hermaphroditen (STRASBURGER).

Diese Beobachtung, daß bei *Mercurialis* von den „Weibchen" mindestens ein großer Teil gar nicht rein weiblich ist, sondern einzelne männliche Blüten ausbildet, war für STRASBURGER die Veranlassung, zu untersuchen, ob nicht auch die „Männchen" in entsprechender Weise einzelne weibliche Blüten aufweisen. Es gelang ihm tatsächlich auch, 15 derartige Männchen zu finden. Von diesen „unreinen" Männchen konnte Nachkommenschaft auch aus Selbstbefruchtung gewonnen werden und die so erhaltenen 36 Pflanzen (aus im ganzen 74 ausgesäten Samen) waren alle Männchen, d. h. wahrscheinlich „unreine" Männchen. Auch bei *Mercurialis* vererben danach die beiden durch Selbstbefruchtung fortpflanzbaren Geschlechtsformen sich ganz (die unreinen Männchen nach STRASBURGER) oder doch fast ganz die (unreinen Weibchen nach BITTER) rein weiter. *Mercurialis annua* zeigt also die folgende Geschlechtsvererbung: „Unreine" Männchen selbstbefruchtet geben „unreine" Männchen, „unreine" Weibchen selbstbefruchtet geben fast ausschließlich „unreine" Weibchen, unreine Weibchen × unreine Männchen geben rund 50% unreine Weibchen, 50% unreine Männchen.

Allzuweit will ich aber nicht auf diese noch sehr wenig geklärten Fragen der Geschlechtsvererbung bei den polyözischen Pflanzen eingehen, ich muß da auf die Spezialliteratur besonders auf CORRENS und STRASBURGER verweisen. Etwas eingehender müssen wir uns aber mit der Erblichkeit des Geschlechtes bei denjenigen Tieren und Pflanzen befassen, welche rein zweigeschlechtlich sind, nur Männchen und Weibchen haben. Die bisher gemachten Beobachtungen führen zu einer zunächst etwas eigentümlich anmutenden Folgerung. Es ist deswegen vielleicht zweckmäßig, über einige zwar nur im losen Zusammenhang mit der Geschlechtsvererbung stehende Beobachtungen an Pflanzen zu berichten, die aber zu einer ähnlichen Folgerung führen und so das Verständnis der Verhältnisse bei der Geschlechtsvererbung erleichtern. Es sind dies Beobachtungen über die Vererbung der Heterostylie.

Von vielen Pflanzen ohne Geschlechtstrennung, z. B. von den Primeln, die beiderlei Sexualorgane in einer Blüte haben, zwitterig sind, gibt es trotzdem zweierlei Arten von Individuen. Die eine Kategorie von Pflanzen hat Blüten wie die in Fig. 66a, die zweite Kategorie Blüten wie die in Fig. 66b dargestellte. Bei der einen Kategorie dieser Pflanzen sind die Griffel kurz und die Antheren sitzen hoch oben in der Blumenröhre, bei den anderen sind die Griffel lang und die Antheren sitzen unten in der Röhre. Diese Erscheinung bezeichnet man als Heterostylie. Die Primeln werden von Insekten, Hummeln z. B. befruchtet. Eine Hummel, die in einer Blüte vom Typus der Fig. 66a Honig saugt, pudert sich ihren Rüssel ganz oben am Kopf mit Pollen ein. Wenn jetzt eine solche Hummel zu einer Pflanze vom Typus der Fig. 66b fliegt und hier Honig holt, dann kommt die mit Pollen bepuderte Stelle ihres Rüssels mit der Narbe des hier langen Griffels in Berührung und bestäubt sie.



a b

Fig. 66. *Primula officinalis.* Blüten einer kurzgriffeligen (a) und einer langgriffeligen (b) Pflanze.

Dagegen würde keine Bestäubung erfolgen, wenn die Hummel wieder eine kurzgriffelige Blüte besucht hätte. Umgekehrt wird eine Hummel, die sich in einer langgriffeligen Blüte den Rüssel nahe an der Spitze eingepudert hat, nur eine kurzgriffelige Blüte leicht und sicher bestäuben. Es ist also durch die Anordnung der beiderlei Geschlechtsorgane in den Blüten dafür gesorgt, daß in der Regel eine Befruchtung nur zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze erfolgt, aber nicht zwischen zwei Pflanzen vom gleichen Blütentypus. Diese Bestäubung zwischen den ungleichen Pflanzen ist auch noch durch einige andere Einrichtungen gefördert, so passen die Pollenkörner der langgriffeligen Blüten durch ihre Größe nur in die Narbenpapillen der kurzgriffeligen Blüten und umgekehrt. Man kann aber durch künstliche ausgiebige Bestäubung mit dem eigenen Pollen auch bei diesen Primeln Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung bekommen, allerdings bei verschiedenen Primelarten ungleich leicht.

Ziemlich leicht erfolgt die Selbstbestäubung bei *Primula sinensis*, und durch Versuche mit dieser Pflanze ist von Bateson und Gregory folgendes festgestellt worden:

1. Alle langgriffeligen Pflanzen geben geselbstet nur langgriffelige,
2. Kurzgriffelige Pflanzen geben geselbstet teils nur kurzgriffelige teils kurzgriffelige und langgriffelige im Verhältnis 3 : 1.
3. Die Kreuzung, d. h. die in der Natur allein vorkommende sogenannte „legitime Befruchtung“ zwischen einer lang- und einer kurzgriffeligen Pflanze, gibt entweder nur kurzgriffelige oder aber kurz- und langgriffelige Pflanzen im Verhältnis 1 : 1.

Offenbar wird also der Blütentypus nach den Spaltungsgesetzen vererbt. Alle Pflanzen, die die Erbeinheit für Kurzgriffeligkeit, heißen wir sie etwa **K**, nicht haben, sind langgriffelig, alle, die sie wenigstens einmal enthalten, sind kurzgriffelig.

Die Spezies *Primula sinensis* besteht demnach aus zwei bei Kreuzung miteinander mendelnden Rassen, einer kurzgriffeligen und einer langgriffeligen. Beide Rassen sind in sich konstant. In der Natur besteht aber zwischen diesen beiden Rassen das eigentümliche Verhältnis, daß die eine ohne die andere nicht existieren kann, beide sind auf beständige Kreuzung miteinander angewiesen, leben zusammen in Sexualsymbiose. Bei anderen Arten, so z. B. bei *Lythrum*, kennen wir nicht bloß zwei, sondern drei verschiedene in Sexualsymbiose lebende Sippen.

Die Zerlegung einer „Spezies“ in mehrere nur durch ständige gegenseitige Kreuzbefruchtung fortpflanzungsfähige Sippen finden wir nach den Untersuchungen von C. CORRENS auch bei manchen „selbststerilen“ Pflanzen und vielleicht spielt auch bei der Selbststerilität mancher hermaphroditischer Tiere etwas Ähnliches mit.

Bei manchen zwitterblütigen Pflanzen ist es nicht möglich, durch Selbstbestäubung einer Blüte Samen zu erhalten, das rührt in manchen Fällen daher, z. B. bei *Cardamine pratensis*, daß der Blütenstaub auf den Narben des gleichen Individuums sich nicht entwickelt.

Das geht nach meinen eigenen mit verschiedenen *Antirrhinum*-Arten gemachten Beobachtungen so weit, daß, wenn man z. B. Blüten von *Antirrhinum molle* gleichzeitig mit Pollen der gleichen Pflanze und mit dem von einer ganz anderen Art — *A. majus* z. B. — bestäubt, man nur Bastarde erhält. Der eigene Pollen bleibt also auf Blüten der gleichen Pflanze völlig wirkungslos, und das selbst dann, wenn man ihn lange Zeit vor dem artfremden Pollen auf die Narbe bringt.

Bei diesen Pflanzen keimen zwar meistens die auf die Narbe der gleichen Pflanze gelangten Pollenkörner ganz langsam aus, aber sie wachsen nur ein Stück weit in die Griffel hinein, dringen nicht bis zu den Embryosäcken vor. Pollenkörner fast eines jeden anderen Individuums keimen dagegen immer rasch, die Schläuche wachsen bis zum

Embryosack, und es erfolgt eine Vereinigung der Sexualzellen. Ganz selten nur stößt man auf Pflanzen, deren Pollen auf den Narben der gerade als Versuchsobjekt dienenden Pflanze ebenso schlecht keimt, wie der eigene Pollen dieses Individuums. Die beiden Pflanzen verhalten sich in diesem letztgenannten Falle demnach zueinander so wie sonst Teile des gleichen Individuums.

Man kann alles das durch die Annahme deuten, daß hier in den Narben eines jeden Individuums Stoffe enthalten sind, welche die Keimung der Pollenkörner der gleichen Individuen und auch die Keimung der Pollenkörner einzelner anderer (unter vielen Hunderten untersuchter Pflanzen nur weniger) Individuen hemmen, oder daß, was für die theoretische Deutung einerlei wäre, entsprechende die Keimung fördernde Stoffe fehlen.

Eine „Spezies" bestände danach bei diesen selbststerilen Pflanzen wie *Cardamine pratensis* gewissermaßen aus sehr zahlreichen, durch bestimmte solche Hemmungsstoffe charakterisierten kleinsten systematischen Einheiten, Elementararten, Linien oder wie man sonst sagen will. Individuen, die den gleichen Hemmungsstoff ausbilden, zur gleichen Linie gehören, sind nach dieser Annahme miteinander steril. In der Natur pflanzen sich deshalb diese Linien nur durch Kreuzung fort. Zur Entstehung einer reinen konstanten Linie kann es nicht kommen, weil Angehörige der gleichen Linie miteinander steril sind.

Da nach unseren bisherigen Erfahrungen die Unterschiede zwischen den kleinsten systematischen Einheiten innerhalb einer Spezies fast ausnahmslos auf den verschiedenen Kombinationen einer relativ kleinen Zahl von selbständig nach den Spaltungsgesetzen vererbten, mendelnden „Grundunterschieden" beruhen, liegt es nahe, anzunehmen, daß auch für diese, die zahlreichen *Cardamine*-Linien unterscheidenden Hemmungsstoffe das gleiche gilt. Dafür sprechen auch die von CORRENS ausgeführten Versuche, die ersten und grundlegenden auf diesem Gebiete.

CORRENS konnte feststellen, daß von den Kindern eines Elternpaares ziemlich genau ein Viertel mit Pollen beider Eltern fertil ist, je ein Viertel mit Pollen nur des einen Elters, und ein Viertel endlich ist steril mit den Pollen beider Eltern. Ein solcher Befund wäre zu erwarten, wenn die beiden von CORRENS gekreuzten *Cardamine*-Pflanzen sich in zwei Hemmungsstoffen unterschieden hätten, deren Bildung abhängt vom Vorhandensein je eines mendelnden Faktors, etwa *A* für den einen Hemmungsstoff, *B* für den andern. Die eine von den beiden Ausgangspflanzen müßte dann die Formel *Aabb*, die andere die Formel *aaBb* gehabt haben. Aus der Kreuzung *Aabb* × *aaBb* gehen vier Kategorien von Pflanzen hervor: *AaBb* (steril mit beiden Eltern),

Aabb (steril mit einem Elter), *aaBb* (steril mit dem andern Elter) und *aabb* (fertil mit beiden Eltern).

Aus dieser Annahme, die, wie wir gesehen haben, die Fertilitätsverhältnisse der Kinder mit den Eltern verstehen läßt, folgt auch eine bestimmte Gesetzmäßigkeit für die Fertilität der Kinder untereinander Die viererlei Kategorien von Kindern müßten miteinander teils fertil teils steril sein in ganz gesetzmäßiger, aus den eben genannten Erbformeln leicht ableitbarer Weise. Im großen ganzen stimmen die von CORRENS in seinen Versuchen gefundenen Verhältnisse mit der Theorie, aber manche Befunde sind noch widersprechend. Wie das zu verstehen ist, können erst weitere Versuche zeigen. Völlig verständlich sind jedenfalls alle diese Dinge noch lange nicht, vor allem sind nicht immer die Beziehungen zwischen Eltern und Kindern die eben genannten von CORRENS bei *Cardamine* gefundenen. Bei *Veronica* und auch wohl bei *Antirrhinum* liegen die Verhältnisse nach den Untersuchungen von E. LEHMANN und von mir anders.

Jedenfalls aber zeigt auch die Vererbungsweise der Selbststerilität uns die Zerlegung einer Spezies in eine Anzahl von in Sexualsymbiose lebenden Sippen, die auf ständige gegenseitige Kreuzung unbedingt angewiesen sind.

—

Wahrscheinlich ist auch die Differenzierung zweier oder mehrerer Geschlechter, d. h. die Geschlechtstrennung selbst in ähnlicher Weise zu deuten, d. h. wahrscheinlich besteht auch eine getrenntgeschlechtliche Spezies aus zwei „Sippen", einer „männlichen" und einer „weiblichen", die sich natürlich nur durch Kreuzung miteinander fortpflanzen können, d. h. auch in Sexualsymbiose leben.

Daran, daß die beiden Geschlechter der diözischen Pflanzen vielleicht nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden, hat schon MENDEL selbst gedacht. Auch weiterhin ist dieses Thema oft von ähnlichen Gesichtspunkten aus behandelt worden, meist freilich mehr theoretisch. Es ist das Verdienst von CORRENS, durch eine Anzahl von Kreuzungsversuchen zwischen monözischen und diözischen Pflanzenarten sicheres Tatsachenmaterial experimentell festgestellt zu haben, daß es ihm ermöglicht hat, eine scharf umrissene Theorie der Geschlechtsvererbung aufzustellen. Wir werden sehen, daß diese Theorie auch durch zahlreiche weitere, von anderen Forschern gefundene Tatsachen gestützt wird.

CORRENS arbeitete im wesentlichen mit zwei *Bryonia*-Arten (Zaunrübe, nahe verwandt mit Kürbis und Gurke), Eine Art, *Bryonia alba*, ist monözisch, hat weibliche und männliche Blüten auf der gleichen Pflanze, die andere Art, *Bryonia dioica*, ist dagegen diözisch, hat

männliche und weibliche Pflanzen. Diese beiden Arten lassen sich reziprok kreuzen, geben leicht Bastarde. Man findet nun folgendes:

Bryonia dioica-Weibchen befruchtet durch die zwitterige *B. alba* geben ausschließlich **weibliche** Bastarde.

Die reziproke Kreuzung dagegen, zwittrige *B. alba* befruchtet durch *B. dioica*-Männchen geben 50% Männchen und 50% Weibchen.

Aus diesen Versuchen folgt zunächst, daß Geschlechtstrennung dominiert über Zwitterigkeit, die Bastarde sind keine Zwitter, sondern getrenntgeschlechtlich.

Um die eigentümliche Art der Geschlechtsvererbung in diesen reziproken Kreuzungen — die eine gab nur Weibchen, die reziproke Männchen und Weibchen zu je 50% — zu erklären, hat CORRENS die folgende Theorie aufgestellt: Das Geschlecht einer diözischen Pflanze vererbt sich genau wie ein mendelndes Merkmal, man kann quasi sagen, es besteht eine weibliche und eine männliche Sippe. In sich selbst sind diese beiden Sippen natürlich nicht fortzupflanzen, sondern man kann nur durch Kreuzung Nachkommenschaft erzielen. Bei der Kreuzung dominiert das Merkmal männlich. Damit ist gesagt, daß alle Weibchen, weil weiblich das rezessive Merkmal ist homozygotisch weiblich sind, und ferner muß dann angenommen werden, daß alle Männchen heterozygotisch in bezug auf den Geschlechtsfakter sind, denn nur durch diese Annahme läßt sich die Tatsache verstehen, daß aus der Befruchtung eines Weibchens durch ein Männchen ganz allgemein 50% Männchen und 50% Weibchen hervorgehen.

Wenn die Weibchen alle homozygotisch sind, produzieren sie nur eine Art von Sexualzellen, nur solche, die den Faktor für weiblich übertragen. Wenn die Männchen in punkto Geschlecht immer Heterozygoten sind, dann müssen sie nach den Spaltungsgesetzen auch immer zweierlei Arten von Sexualzellen produzieren, nämlich 50%, die den Faktor für „männlich", und 50%, die den Faktor für „weiblich" übertragen.

Wir wollen einmal diese ganze Sache in der Form eines Schemas darstellen, wie wir es schon mehrfach bei Kreuzungen getan haben. Wir können sagen, es liegt hier ein Spalten mit einem geschlechtsbestimmenden Faktor **X** vor. Die Individuen, welche **X** nur heterozygotisch haben, sind männlich, die, welche ihn homozygotisch haben, sind weiblich.

In Form des üblichen Schemas stellt sich nach dem Obengesagten eine Befruchtung zwischen einem Weibchen **XX** und einem Männchen **Xx** folgendermaßen dar:

	Weibchen	×	Männchen
P_1	**XX**		**Xx**
Sexualzellen	alle nur **X**		50% **X**, 50% **x**
F_1	50% **Xx** (Männchen),		50% **XX** (Weibchen).

Es liegt eine Rückkreuzung eines Heterozygoten **Xx** mit einem homozygotischen Individium **XX** vor. Das Resultat einer sochen Rückkreuzung muß sein:

50% Individuen mit der Formel **Xx**, also Männchen
50% „ „ „ „ **XX**, also Weibchen.

Es entstehen wieder Männchen, die alle heterozygotisch **Xx** sind, und Weibchen, die alle homozygotisch **XX** sind, und so fort ad infinitum. Die Tatsache, daß bei geschlechtlicher Fortpflanzung einer diözischen Spezies immer ungefähr gleich viele Männchen wie Weibchen erzielt werden, ist durch diese Theorie ganz plausibel erklärt.

Nun aber die Kreuzungsversuche, von denen wir ausgegangen waren! Nach der Theorie übertragen die Weibchen einer diözischen Pflanze durch ihre Sexualzellen nur das Merkmal weiblich, d. h. alle ihre Sexualzellen müssen die Bezeichnung **X** bekommen, die Männchen dagegen zu 50% **X** und zu 50% **x**.

Bei der Kreuzung zwischen einer zwitterigen und diözischen Pflanze kommt aber auch noch ein weiterer Unterschied: Geschlechtstrennung — keine Geschlechtstrennung, hinzu, und es muß demnach nun auch der Unterschied zwischen der zwitterigen Art und der getrenntgeschlechtlichen unserer Gepflogenheit gemäß durch Formelbuchstaben ausgedrückt werden. Das kann folgendermaßen geschehen: Die Diözisten-Weibchen sowohl wie -Männchen enthalten ein Gen, das **Z** heißen mag, und das aus einem Zwitter ein Weibchen macht. Die soweit vervollständigte Formel der beiden Arten wäre also:

zwitterige Art, Männchen und Weibchen **zzXX**
getrennt geschlechtliche Art, Männchen **ZZXx**
getrennt geschlechtliche Art, Weibchen **ZZXX**.

Die beiden reziproken Kreuzungen zwischen diesen Arten lauten in dieser Formelbezeichnung dann folgendermaßen:

1. Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZXX** × Pollen aus einer Blüte der zwitterigen Art **zzXX**

gibt Individuen von der Formel **ZzXX**

d. h. ausschließlich Weibchen.

Damit steht das Ergebnis der Kreuzung *B. dioica*-Weibchen × *B. alba* in Übereinstimmung, die Kreuzung hatte ja nur weibliche Bastarde ergeben.

2. Weibliche Blüte der zwitterigen Art **zzXX** × Männchen der getrenntgeschlechtlichen Art **ZZXx**

gibt zweierlei Kategorien von Individuen, nämlich:

50% von der Formel **ZzXx**, d. h. Männchen,
50% „ „ „ **ZzXX**, d. h. Weibchen.

Auch hierin stimmt das Versuchsergebnis mit der Theorie überein, die zwitterige *B. alba*, befruchtet durch Männchen von *B. dioica*, gab in allen Versuchen 50% männliche und 50% weibliche Bastarde. Also die Theorie steht im Einklang mit dem, was bei der normalen Befruchtung innerhalb einer getrenntgeschlechtlichen Art beobachtet wird, und ebenso auch mit dem, was man bei der Kreuzung einer zwitterigen mit einer getrenntgeschlechtlichen Art gefunden hat.

Es liegt natürlich die Frage nahe, was folgt auf Grund der Theorie für F_2 dieser Bastarde zwischen der getrenntgeschlechtlichen und der zwitterigen Art, und wie stimmen die Folgerungen aus der Theorie mit den Versuchen zusammen?

Diese Frage ist heute noch nicht zu beantworten, weil leider die Bastarde zwischen zwitterigen und getrenntgeschlechtlichen Arten, die man bisher untersucht hat, alle steril sind.

Zu der Theorie, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, führte ferner eine Reihe von wichtigen Beobachtungen über Fälle von Faktorenkoppelung zwischen dem geschlechtsbestimmenden Faktor und einem anderen mendelnden Faktor, die zuerst von Doncaster, Durham and Marryat, Bateson and Punnett, Hagedoorn, Pearl and Surface und in neuester Zeit besonders von Morgan und seinen Mitarbeitern untersucht worden sind. Etwas eingehender seien hier zunächst die grundlegenden Versuche von Doncaster besprochen.

Versuchstier war ein Schmetterling, *Abraxas grossulariata* (Fig. 67), dessen Raupe Stachelbeer- und Johannisbeerblätter frißt, eine überall verbreitete Art. Von dieser Spezies ist eine heller gefärbte Varietät *Abraxas grossulariata var. lacticolor* bekannt, und es ist schon früher aufgefallen, daß diese *lacticolor*-Individuen immer weiblich sind. Die Versuche Doncasters ergaben folgendes:

Versuch 1. *lacticolor*-Weibchen befruchtet durch ein normales *grossulariata*-Männchen gaben nur *grossulariata*-Individuen und zwar 45 Männchen und 50 Weibchen.

F_2 dieser Kreuzung — die Bastarde untereinander befruchtet — bestand aus:

14 *grossulariata*-Männchen
4 *grossulariata*-Weibchen
7 *lacticolor*-Weibchen

lacticolor-Männchen mendeln aus dieser Kreuzung nicht heraus.

Daraus folgt zunächst, daß die Varietät *lacticolor* mendelt unter Dominanz von *grossulariata*, aber die Befunde in F_2 werden in irgend einer Weise durch das Geschlecht kompliziert; worin diese Komplikation besteht, zeigen weitere Versuche.

Versuch 2. *lacticolor*-Weibchen wurden befruchtet mit Bastard-Männchen aus F_1 des Versuches 1 und die Kreuzung (eine Rückkreuzung!) ergab

63 *grossulariata*-Männchen
62 *grossulariata*-Weibchen
65 *lacticolor*-Männchen
70 *lacticolor*-Weibchen

In diesen Versuchen traten also jetzt auch männliche *lacticolor*-Individuen auf.

Versuch 3. F_1-Bastarde aus Versuch 1 wurden befruchtet durch die in Versuch 2 erhaltenen *lacticolor*-Männchen und ergaben

145 *grossulariata*-Männchen
130 *lacticolor*-Weibchen

Alle *grossulariata* aus dieser Kreuzung sind Männchen und alle *lacticolor* sind Weibchen!

Versuch 4. *lacticolor*-Weibchen befruchtet mit *lacticolor*-Männchen (aus Versuch 2 erhalten) gaben

lacticolor-Männchen
lacticolor-Weibchen.

Versuch 5. Gewöhnliche *grossulariata*-Weibchen wurden befruchtet mit *lacticolor*-Männchen und gaben in allen Fällen *grossulariata*-Männchen — im ganzen 19 — und *lacticolor*-Weibchen — im ganzen 52. — Das Resultat von Versuch 5 ist somit das gleiche wie das von Versuch 3.

Auf den ersten Blick sehen diese Versuchsergebnisse allerdings „hopelessly confusing“ aus, wie DONCASTER selbst von ihnen sagte.

Aber auf Grund einer von ihm aufgestellten Theorie, die später noch wesentlich vereinfacht worden ist, sind diese eigentümlichen Versuchsergebnisse verständlich. Diese Theorie ist folgende:

1. Das Geschlecht wird von *Abraxas* nach den Spaltungsgesetzen vererbt, alle Weibchen sind heterozygotisch, alle Männchen homozygotisch.

Das ist gerade umgekehrt wie bei *Bryonia*, wo man schließen muß, daß die Weibchen homozygotisch und die Männchen heterozygotisch sind. Wir wollen einmal den geschlechtsbestimmenden Faktor hier **X** heißen, alle Männchen seien **XX**, alle Weibchen **Xx**.

2. Der Färbungsunterschied zwischen *grossulariata* und *lacticolor* wird durch einen zweiten Faktor der **G** heißen mag, bedingt. Alle Individuen, welche **G** wenigstens einmal haben, zeigen *grossulariata*-Färbung, alle Tiere ohne diesen Faktor zeigen die blasse *lacticolor*-Farbe.

a b

Fig. 67. *Abraxas grossulariata* (a) und seine Varietät *lacticolor* (b). Die schraffierten Stellen der Vorderflügel sind gelblich gefärbt.

3. Zwischen **X** und **G** bestehe eine **absolute** Koppelung, d. h. wenn ein Individuum in diesen beiden Faktoren heterozygotisch ist, **XxGg** als Formel hat, dann bildet es nicht, wie man erwarten sollte, viererlei Arten von Sexualzellen, **XG**, **Xg**, **xG**, **xg**, aus, sondern nur zweierlei, nämlich nur **Xg** und **xG**. Betrachten wir an der Hand dieser Hypothese die beobachteten Tatsachen.

Versuch 1.

lacticolor-Weibchen		*grossulariata*-Männchen
Xxgg	×	**XXGG**
Xg, xg	← Sexualzellen →	**XG**

das heißt, es sind zweierlei gleich häufige Kombinationen zu erwarten:

Xg × XG = XXGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
xg × XG = XxGg, d. h. *grossulariata*-Weibchen.

Damit stimmen die Versuchsergebnisse, Versuch 1 hatte ja ergeben: 45 *grossulariata*-Männchen und 50 *grossulariata*-Weibchen.

Auch die in F_2 dieses Kreuzungsversuches 1 beobachteten Spaltungen stimmen mit den Folgerungen aus der Theorie:

grossulariata-Weibchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **XxGg** × *grossulariata*-Männchen aus F_1 dieser Kreuzung mit der Formel **XXGg**

XG, xg ← Sexualzellen → **XG, Xg**

das heißt, es sind vier gleich häufige Kombinationen zu erwarten:

XG × XG = XXGG, d. h. *grossulariata*-Männchen,
XG × Xg = XXGg, „ *grossulariata*-Männchen,
xg × XG = XxGg, „ *grossulariata*-Weibchen,
xg × Xg = Xxgg, „ *lacticolor*-Weibchen.

Zu erwarten ist also nach der Theorie, daß F_2 besteht aus 2 *grossulariata*-Männchen : 1 *grossulariata*-Weibchen : 1 *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden im Versuch: 14 *grossulariata*-Männchen : 4 *grossulariata*-Weibchen : 7 *lacticolor*-Weibchen!

Versuch 2.

lacticolor-Weibchen **Xxgg** × *grossulariata*-Männchen aus F_1 von Versuch 1 **XXGg**

Xg, xg ← Sexualzellen → **XG, Xg**

es sind demnach vier Kombinationen in gleicher Häufigkeit zu erwarten:

Xg × XG = XXGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
Xg × Xg = XXgg, „ *lacticolor*-Männchen,
xg × XG = XxGg, „ *grossulariata*-Weibchen,
xg × Xg = Xxgg, „ *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden waren in Versuch 2:

63 *grossulariata*-Männchen,
65 *lacticolor*-Männchen,
62 *grossulariata*-Weibchen,
70 *lacticolor*-Weibchen,

das ist wieder genau das, was auf Grund der Theorie zu erwarten ist.

Versuch 3.

grossulariata-Weibchen aus F_1 von Versuch 1 **XxGg** × *lacticolor*-Männchen aus F_1 von Versuch 2 **XXgg**

XG, xg ← Sexualzellen → **Xg**

d. h. es sind zwei Kombinationen möglich:

XG × Xg = XXGg, d. h. *grossulariata*-Männchen,
xg × Xg = Xxgg, d. h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden:

145 *grossulariata*-Männchen,
130 *lacticolor*-Weibchen.

Versuch 4.

lacticolor-Weibchen — *lacticolor*-Männchen aus Versuch 2

Xxgg × XXgg

Xg, xg ← Sexualzellen → **Xg**

es sind also zwei Kombinationen zu erwarten:

Xg × Xg = XXgg, d. h. *lacticolor*-Männchen,
xg × Xg = Xxgg, d h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden waren nur *lacticolor*-Männchen und -Weibchen, keine *grossulariata*.

Versuch 5.

grossulariata-Weibchen (gewöhnliche wilde aus verschiedenen Teilen Englands) — *lacticolor*-Männchen

XxGg × XXgg

XG, xg ← Sexualzellen → **Xg**

Es sind zwei Kombinationen zu erwarten:

XG × Xg = XXGg. d. h. *grossulariata*-Männchen,
xg × Xg = Xxgg, d. h. *lacticolor*-Weibchen.

Gefunden wurden:

19 *grossulariata*-Männchen,
52 *lacticolor*-Weibchen.

Hier ist die Übereinstimmung zwischen dem Versuchsergebnis und der Theorie nicht so weitgehend, wie in allen anderen Versuchen, da theoretisch die beiden Kategorien ja in ungefähr gleicher Zahl hätten gefunden werden müssen.

Auch bei anderen Tieren hat man sehr zahlreiche ganz entsprechende Beispiele von geschlechtsgekoppelter Vererbung gefunden.

Hier seien zunächst einige entsprechende Beobachtungen von HAGEDOORN[1]) an Hühnern besprochen.

Von einer in Holland als „Assendelver“ (nach der Stadt Assendelft) bezeichneten Hühnerrasse gibt es zwei Farbentypen,

[1]) Nach unveröffentlichten, von Herrn Dr. A. L. HAGEDOORN mir zur Verfügung gestellten Versuchsergebnissen.

„golden“ und „silbern“, die in Fig. 68 abgebildet sind. „Silbern“ dominiert über „golden“, aber es besteht auch hier offenbar zwischen dem Geschlechtsfaktor und dem Faktor, der die Silberfarbe hervorruft,

Fig. 68. Assendelver Hühner. 1, 2 „Gold“, 3, 4 „Silber“.
Die Zeichnung der Federn ist in beiden Rassen die gleiche, aber die Grundfarbe ist bei 1 und 2 goldgelb, bei 3 und 4 weiß.

eine Koppelung genau wie zwischen den entsprechenden Faktoren **X** und **G** bei Abraxas. Auch hier sind ferner offenbar die Männchen homozygotisch, die Weibchen heterozygotisch in dem geschlechts-

bestimmenden Faktor. Wir wollen einmal den Faktor, welcher das Geschlecht bestimmt, wieder **X** heißen, die **XX**-Tiere sind Männchen, die **Xx**-Tiere Weibchen, und den Faktor, welcher die Silberfarbe hervorruft, mit **S**. Diese Tatsachen ermöglichen es, die sehr widerspruchsvollen Beobachtungen über Vererbung von Geschlecht und Farbe bei diesen Hühnern leicht zu verstehen.

Die Beobachtungen sind folgende:

1. 15 „Gold"-Hennen gaben getreten durch einen „Silber"-Hahn:
   162 „Silber"-Hähne
   163 „Silber"-Hennen
   165 „Gold"-Hähne
   160 „Gold"-Hennen

   In der Sprache unserer Formeln ausgedrückt hätten wir demnach:

„Gold"-Hennen		„Silber"-Hahn
ssXx	×	**SsXX**
sX, **sx**	← Keimzellen →	**SX**, **sX**

   es sind folgende vier Kombinationen zu erwarten:
   sX × **SX** = **SsXX** d. h. „Silber"-Hähne
   sX × **sX** = **ssXX** „ „Gold"-Hähne
   sx × **SX** = **SsXx** „ „Silber"-Hennen
   sx × **sX** = **ssXx** „ „Gold"-Hennen

   Das war auch im Versuch gefunden.

2. 14 „Silber"-Hennen gaben getreten durch einen „Gold"-Hahn:
   249 „Silber"-Hähne
   243 „Gold"-Hennen

   das wäre in der Theorie:

„Silber"-Hennen		„Gold"-Hahn
SsXx	×	**ssXX**
SX, **sx**	← Keimzellen →	**sX**

   Kombinationen:
   SX × **sX** = **SsXX** d. h. „Silber"-Hähne
   sx × **sX** = **ssXx** „ „Gold"-Hennen

   also das, was im Versuch gefunden wurde.

3. 9 „Gold"-Hennen getreten durch einen „Gold"-Hahn gaben:
   53 „Gold"-Hähne
   51 „Gold"-Hennen

   das wäre in der Theorie:

„Gold"-Hennen		„Gold"-Hahn
ssXx	×	**ssXX**
sX, **sx**	← Keimzellen →	**sX**

Kombinationen:

$$sX \times sX = ssXX \text{ d. h. „Gold“-Hähne}$$
$$sx \times sX = ssXx \quad „ \quad \text{„Gold“-Hennen}$$

4. „Silber“-Hennen getreten durch einen „Silber“-Hahn gaben:

11 „Silber“-Hähne
4 „Silber“-Hennen
0 „Gold“-Hähne
5 „Gold“-Hennen

Der Versuch lautet in der Formelbezeichnung offenbar:

„Silber“-Hennen		„Silber“-Hahn
SsXx	×	SsXX
SX, sx	← Keimzellen →	SX, sX

Kombinationen:

$$SX \times SX = SSXX \text{ d. h. „Silber“-Hähne}$$
$$SX \times sX = SsXX \quad „ \quad \text{„Silber“-Hähne}$$
$$sx \times SX = SsXx \quad „ \quad \text{„Silber“-Hennen}$$
$$sx \times sX = ssXx \quad „ \quad \text{„Gold“-Hennen}$$

d. h. 2 „Silber“-Hähne : 1 „Silber“-Henne : 1 „Gold“-Henne.

Das ist fast genau das auch im Versuch gefundene Verhältnis.

Obwohl die Versuche mit Hühnern lange nicht in so großem Umfange ausgeführt sind, wie die *Abraxas*-Versuche, so besteht trotzdem wohl kein Zweifel mehr, daß in beiden Fällen es sich um eine völlig analoge Erscheinung handelt.

Die Erkenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten hat eine gewisse praktische Bedeutung deshalb, weil sie es ermöglicht, an den ganz jungen Küken das Geschlecht zu erkennen, was häufig sehr erwünscht ist. Zieht man sich seine jungen Hühnchen einfach nach dem Schema des Versuches 2, was leicht durchführbar ist, dann kann man immer an der Farbe der jungen Hühnchen schon das Geschlecht erkennen. Die silberfarbigen sind dann immer männlich, die goldfarbigen immer weiblich.

Über einen sehr interessanten ähnlichen Fall von Koppelung zwischen einem Farbenfaktor (Faktor für das „Sperber-Muster der Plymouth-Rock's) und dem Geschlechtsfaktor bei Hühnern haben R. Pearl and F. M. Surface berichtet. Geschlechtsgekoppelt nach diesem Schema werden ferner z. B. auch die Fellfarbe der dreifarbigen Katzen und eine ganze Anzahl erblicher Mißbildungen beim Menschen vererbt, von denen wir später noch Näheres hören werden.

Weitere Fälle von solcher geschlechtsbegrenzten Vererbung sind aus dem Tierreich wie gesagt in den letzten Jahren in großer Zahl bekannt geworden. Sie alle werden verständlich durch die Annahme, daß das Geschlecht nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird. Sie ergeben

ferner, daß in den verschiedenen Klassen und Familien das eine Mal das weibliche, das andere Mal das männliche Geschlecht das homozygotische sein muß.

So ist z. B. bei der einzigen bisher daraufhin untersuchten Pflanze *Melandrium album* das männliche Geschlecht das heterozygotische, womit die Versuchsergebnisse von CORRENS mit *Bryonia* ebenfalls im Einklang stehen. Bei *Abraxas* und ebenso bei andern Schmetterlingen, ferner bei den bisher untersuchten Vögeln, ist das weibliche Geschlecht heterozygotisch. Bei *Drosophila*, bei den Säugetieren und auch beim Menschen ist dagegen wieder das männliche Geschlecht heterozygotisch, oder wie man hierfür auch gelegentlich zu sagen pflegt, „digametisch".

Nach dem, was wir in der letzten Vorlesung (IX) über die cytologischen Grundlagen der Bastardspaltung gehört haben, müssen wir annehmen, daß in den bisher besprochenen Fällen von geschlechtsgekoppelter Vererbung jeweils der gekoppelte Faktor mit dem geschlechtsbestimmenden Faktor im gleichen Chromosom liegt und daß ferner zwischen einem **X** und einem **x**-Chromosom **überhaupt kein** Chromomeren-Austausch stattfindet, denn sonst könnte ja keine absolute Koppelung bestehen. Diese Annahme wird durch viele andere Versuche voll bestätigt, von denen einige mit *Drosophila* angestellte, im nachstehenden kurz geschildert werden sollen:

Bei *Drosophila* ist, wie wir eben gehört haben, das männliche Geschlecht das heterozygotische. Das will ich Ihnen ganz kurz zunächst an einem einfachen Versuch (nach MORGAN) zeigen. Geschlechtsgekoppelt ist z. B. der schon in der letzten Vorlesung besprochene Faktor **W**, der Voraussetzung für die dunkle normale Augenfarbe ist, alle **ww**-Tiere sind weißäugig.

Kreuzt man ein normales dunkeläugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen, so besteht die F_1-Generation nur aus dunkeläugigen Männchen und Weibchen. Die F_2-Generation — erhalten durch Paarung der F_1-Tiere untereinander — besteht aus dunkeläugigen Weibchen und aus dunkeläugigen und aus weißäugigen Männchen. Ziemlich genau die Hälfte der Männchen ist dunkeläugig, die andere Hälfte ist weißäugig. Der weißäugige Großvater hat also seine Augenfarbe vererbt auf die Hälfte seiner Enkel, aber auf keine Enkelin.

In Form eines Schemas stellt sich die Kreuzung, die in allem der vorhin S. 201 unter Nr. 1 besprochenen *Abraxas*-Kreuzung entspricht, folgendermaßen dar:

P_1	dunkeläugiges Weibchen **XXWW**	weißäugiges Männchen **XxWw**
Sexualzellen von P_1	alle **XW**	je 50% **Xw**, **xw**
F_1	je 50% **XXWw** und **XxWw**	
	d. h. dunkeläugige Weibchen	d. h. dunkeläugige Männchen
Sexualzellen der F_1-Tiere	je 50% **XW**, **Xw**	je 50% **XW**, **xw**

Mögliche Kombinationen dieser F_1-Sexualzellen, d. h. Kategorien von F_2-Tieren

XW × **XW** = **XXWW** dunkeläugiges Weibchen
XW × **xw** = **XxWw** „ Männchen
Xw × **XW** = **XXWw** „ Weibchen
Xw × **xw** = **Xxww** weißäugiges Männchen

Es liegt also ein ganz einfaches Beispiel geschlechtsgekoppelter Vererbung vor.

Dieser Versuch soll uns gleich noch mit der sehr wichtigen, bisher noch nicht besprochenen Tatsache vertraut machen, daß im **x**-Chromosom lokalisierte Faktoren völlig **wirkungslos** sind.

Wenn wir die reziproke Kreuzung zu dem eben besprochenen Versuch ausführen, so ergibt sich folgendes

weißäugiges Weibchen **XXww** — bildet Eizellen **Xw**
dunkeläugiges Männchen **XxWW** — bildet Spermatozoide **XW** und **xW**

zwischen welchen folgende zwei Kombinationen möglich sind:

Xw × **XW** = **XXWw** = rotäugige Weibchen
Xw × **xW** = **XxWw** = weißäugige Männchen.

Die Männchen sind hier weißäugig, weil in ihnen der zwar auch einmal vorhandene Faktor **W** im **x**-Chromosom liegt. Ein Männchen von der gleichen Formel **XxWw**, das aber aus der Befruchtung einer **XW**-Eizelle durch ein **xw**-Spermatozoid entstanden ist, hat dagegen dunkle Augen! Dieser Umstand macht es daher in vielen Fällen erwünscht, die Formel eines Diplonten so zu schreiben, daß man ihr ohne weiteres ansehen kann, aus was für zwei Haplonten (Gameten) dieser Diplont entstanden ist. Eine solche Schreibweise ist folgende:

$$\mathbf{Xw} \times \mathbf{xW} = \frac{\mathbf{Xw}}{\mathbf{xW}} \text{ und}$$

$$\mathbf{xW} \times \mathbf{Xw} = \frac{\mathbf{xW}}{\mathbf{Xw}}.$$

Schreibt man die Formel der Männchen aus der zweiten Kreuzung in dieser Weise als $\frac{\mathbf{Xw}}{\mathbf{xW}}$, dann sieht man ihr sofort an, daß das betreffende Männchen weißäugig sein muß. Wir werden in den folgenden Abschnitten wiederholt von dieser Schreibweise Gebrauch machen.

Eine sehr eigenartige bisher noch nicht besprochene Komplikation, die wir aber erwarten müssen, wenn zwischen dem **X**- und den **x**-Chromosomen gar kein Chromomerenaustausch stattfindet, zeigt sich, wenn wir eine Kreuzung vornehmen zwischen zwei Rassen, die sich in zwei Faktoren unterscheiden, die beide im Geschlechtschromosom liegen. Während in den Weibchen, in denen die beiden homologen Chromosomen sich im Geschlechtsfaktor nicht unterscheiden (die Weibchen sind **XX**) ein Chromomerenaustausch erfolgt, unterbleibt er in den Männchen, die **Xx** sind, d. h. in denen die beiden homologen Chromosomen sich im Geschlechtsfaktor unterscheiden.

Das äußert sich in einem bestimmten Versuch folgendermaßen: Wir kreuzen ein graues dunkeläugiges Weibchen mit einem gelben weißäugigen Männchen. Das graue dunkeläugige Weibchen hat die Formel **XXYYWW**, das gelbe weißäugige Männchen hat die Formel **Xxyyww**. Diese Kreuzung hat — gleich in Form eines Schemas dargestellt — folgendes Ergebnis:

	graues dunkeläugiges Weibchen	×	gelbes weißäugiges Männchen
P_1	**XXYYWW**		**Xxyyww**
Sexualzellen der P_1-Tiere	alle **XYW**		50% **Xyw**, 50% je **xyw**
F_1	50% **XXYyWw**		50% **XxYyWw**
	d. h. graue dunkeläugige Weibchen		d. h. graue dunkeläugige Männchen

Bei der Sexualzellbildung dieser F_1-Tiere kommt nun die eben genannte Besonderheit zum Ausdruck. In den Weibchen sind die beiden Geschlechtschromosomen **X**, d. h. sie sind im Geschlechtsfaktor nicht verschieden, und deshalb findet ein Chromomerenaustausch statt. In den Weibchen werden daher die viererlei möglichen Kategorien von Sexualzellen **XYW**, **XYw**, **XyW**, **Xyw** alle ausgebildet, und zwar in diesem Falle in der Häufigkeit **84 : 1 : 1 : 84**[1]). Ganz anders verläuft die Sexualbildung in den F_1-Männchen. Hier findet, wie gesagt, kein Chromomerenaustausch statt, weil hier von den Geschlechtschromosomen eines **X** das andere **x** ist. Diese **XxXyWw**-Männchen bilden infolge-

[1]) Bei Versuchen mit größeren Zahlen ist für diese Faktoren Y und W der Koppelungswert 0,011 d. h. statt 84 der Wert 91 für *n* gefunden worden.

dessen nur zweierlei Sexualzellen aus, nämlich **XYW** und **xyw**. Bei der Befruchtung der F_1-Tiere untereinander sind also zwischen den viererlei Eizellen und den zweierlei Spermatozoiden die folgenden acht Kombinationen möglich:

XYW × **XYW**	= **XXYYWW**	d. h. graues	dunkeläugiges	Weibchen
XYW × **xyw**	= **XxYyWw**	„	„	„	Männchen
XYw × **XYW**	= **XXYYWw**	„	„	„	Weibchen
XYw × **xyw**	= **XxYyww**	„	„	weißäugiges	Männchen
XyW × **XYW**	= **XXYyWW**	„	„	dunkeläugiges	Weibchen
XyW × **xyw**	= **XxyyWw**	„	gelbes	„	Männchen
Xyw × **XYW**	= **XXYyWw**	„	graues	„	Weibchen
Xyw × **xyw**	= **Xxyyww**	„	gelbes	weißäugiges	Männchen

Es sind somit alle Weibchen dieser F_2-Generation grau- und dunkeläugig, die Männchen dagegen grau dunkeläugig, grau-weißäugig, gelb-dunkeläugig und gelb-weißäugig.

Weil nun aber, wie wir gehört haben, die viererlei Eizellen der F_1-Weibchen nicht in gleicher Häufigkeit ausgebildet werden, sondern im Verhältnis **84 XYW : 1 XYw : 1 XyW : 84 Xyw,** treten auch die viererlei Männchentypen, die aus diesen viererlei Eizellen entstehen, in der Häufigkeit 84 grau-dunkeläugig : 1 grau-weißäugig : 1 gelb-dunkeläugig : 84 gelb-weißäugig auf. Insgesamt besteht somit eine solche F_2-Generation aus:

170	grauen	dunkeläugigen	Weibchen	*(6080)*
84	„	„	Männchen	*(2870)*
1	„	weißäugigen	„	*(36)*
1	gelben	dunkeläugigen	„	*(34)*
84	„	weißäugigen	„	*(2373)*

Die in *( )* beigefügten Zahlen geben an, in welcher Häufigkeit in einem konkreten Versuche (MORGAN) die verschiedenen Kategorien von Tieren gefunden worden sind. Die Übereinstimmung von Theorie und Versuchsergebnis ist so gut, wie sie überhaupt erwartet werden kann.

Eine auf den ersten Blick noch sonderbarere aber bei genauer Überlegung glatt verständliche Vererbungsweise ergibt sich, wenn in dem **x**-Chromosom ein Lethal-Faktor enthalten ist, der homozygotisch keine lebensfähigen Individuen ergibt. Einen solchen Fall wollen wir, wieder für *Drosophila* nach MORGAN kurz besprechen: MORGAN fand eine Rasse, bei der immer gerade doppelt soviele Weibchen wie Männchen vorkamen. Seine Vermutung, daß es sich hierbei um

einen im x-Chromosom liegenden Lethalfaktor handle, wurde durch folgenden Versuch bestätigt: MORGAN paarte ein Weibchen dieser (dunkeläugigen) Sippe mit einem Männchen einer weißäugigen Sippe, welche ein normales Geschlechtsverhältnis aufweist. Bezeichnen wir den (rezessiven) Lethalfaktor mit l und den ebenfalls rezessiven Faktor für weiße Augen mit w, dann ist die Erbformel der normaläugigen Sippe mit dem Lethalfaktor für die Weibchen: **XXWWLl** und für die Männchen **XxWWLl**.

Wir wollen auch hier diese Formeln, um die Koppelungsverhältnisse zum Ausdruck zu bringen, wieder wie vorhin anders schreiben, nämlich die einzelnen Faktoren so zusammensetzen, wie sie in den beiden homologen Chromosomen liegen, und das ergibt dann:

1. normaläugige Rasse mit dem Lethalfaktor im x-Chromosom:

$$\text{Weibchen: } \frac{\mathbf{XWL}}{\mathbf{XWl}} \qquad \text{Männchen: } \frac{\mathbf{XWL}}{\mathbf{xWl}}$$

ganz entsprechend lautet dann die Formel der

2. weißäugige Rasse ohne den Lethalfaktor im x-Chromosom:

$$\text{Weibchen: } \frac{\mathbf{XwL}}{\mathbf{XwL}} \qquad \text{Weibchen: } \frac{\mathbf{XwL}}{\mathbf{xwL}}$$

Das gestörte Geschlechtsverhältnis bei der ersten Rasse kommt dann folgendermaßen zu Stande:

Weibchen	Männchen
$\frac{\mathbf{XWL}}{\mathbf{XWl}}$	$\frac{\mathbf{XWL}}{\mathbf{xWl}}$
bildet folgende zweierlei Eizellen:	bildet folgende zweierlei Spermatoiden:
XWL und **XWl**	**XWL** und **xWl**

zwischen welchen folgende vier Kombinationen möglich sind:

1. $\mathbf{XWL} \times \mathbf{XWL}$ = Weibchen ohne Lethalfaktor
2. $\mathbf{XWL} \times \mathbf{xWl}$ = Männchen heterozygotisch im Lethalfaktor
3. $\mathbf{XWl} \times \mathbf{XWL}$ = Weibchen heterozygotisch im Lethalfaktor
4. $\mathbf{XWl} \times \mathbf{xWl}$ = Männchen homozygotisch im Lethalfaktor und daher nicht lebensfähig.

D. h. die Paarung erzielt das Verhältnis von zwei Weibchen, ein Männchen. Von den Weibchen gibt die eine Hälfte (die aus der Kombination 1) weiterhin normales Geschlechtsverhältnis.

Die Kreuzung eines Weibchens dieser normaläugigen Rasse mit dem Lethalfaktor und eines Männchens aus der weißäugigen Rasse ohne den Lethalfaktor verläuft nach folgendem Schema:

Weibchen normaläugig mit Lethalfaktor	Männchen weißäugig ohne Lethalfaktor
$\frac{XWL}{XWl}$	$\frac{XwL}{xwL}$
bildet folgende zweierlei Eizellen:	bildet folgende zweierlei Spermatozoiden
XWL und XWl	XwL und xwL

zwischen welchen folgende vier Kombinationen möglich sind:

1. $XWL \times XwL = \frac{XWL}{XwL}$ = rotäugiges Weibchen
2. $XWL \times xwL = \frac{XWL}{xwL}$ = „ Männchen
3. $XWl \times XwL = \frac{XWl}{XwL}$ = „ Weibchen
4. $XWl \times xwL = \frac{XWl}{xwL}$ = „ Männchen.

D. h. lauter rotäugige Tiere mit dem normalen Geschlechtsverhältnis.

Kreuzt man nun eines der Weibchen aus Kombination 3 zurück mit einem weißäugigen Männchen, so haben wir folgendes:

rotäugiges Weibchen	weißäugiges Männchen
$\frac{XWl}{XwL}$	$\frac{XwL}{xwL}$
bildet folgende zweierlei Eizellen	bildet folgende zweierlei Spermatozoiden
XWl und XwL	XwL und xwL

zwischen welchen folgende vier Kombinationen möglich sind:

1. $XWl \times XwL = \frac{XWl}{XwL}$ = rotäugiges Weibchen
2. $XWl \times xwL = \frac{XWl}{xwL}$ = nicht lebensfähiges Männchen
3. $XwL \times XwL = \frac{XwL}{XwL}$ = weißäugiges Weibchen
4. $XwL \times xwL = \frac{XwL}{xwL}$ = weißäugiges Männchen.

Die Kombination 2 ergibt deshalb nicht lebensfähige Männchen, weil hier **L** im x-Chromosom lokalisiert ist, und wie wir vorhin gehört haben, sind die im x-Chromosom liegenden Faktoren wirkungslos. Der Lethalfaktor **l** wirkt also hier wie in einem **ll**-Tier.

Es würde zu weit führen, wenn ich im Rahmen dieser Vorlesungen auf alle die vielen interessanten weiteren Tatsachen eingehen wollte, mit welchen uns das genaue Studium der geschlechtsgekoppelten Faktoren vertraut gemacht hat. Ich muß hierfür auf die Speziallehrbücher von MORGAN-NACHTSHEIM und vor allem GOLDSCHMIDT verweisen. Nur ein besonderer Fall, der von ganz besonderem Allgemeininteresse ist, sei hier noch wenigstens kurz erwähnt. Es bezieht sich auf die von

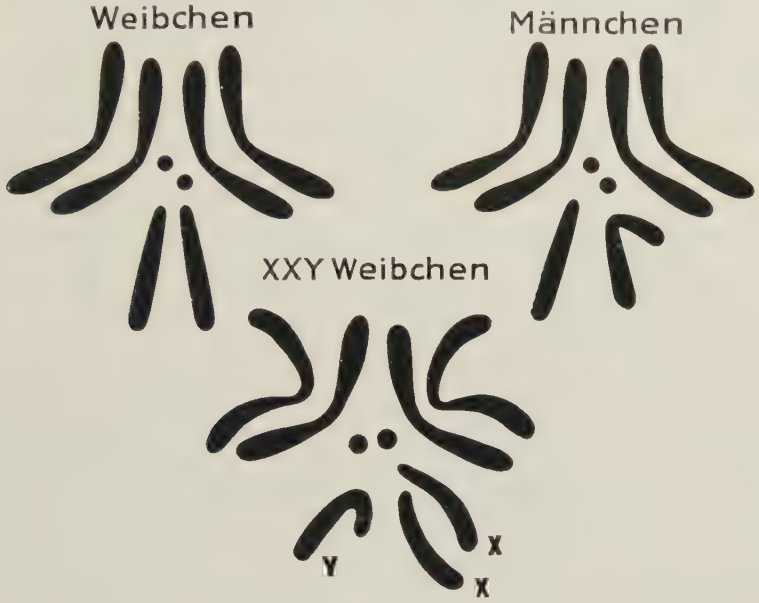


Fig. 69. *Drosophila melanogaster.* Chromosomensätze normaler Weibchen und Männchen (obere Reihe) und eines Weibchens mit überzähligem x-Chromosom (in der Figur als **Y** bezeichnet). (Nach BRIDGES aus MORGAN-NACHTSHEIM.)

MORGAN und seinen Mitarbeitern als „Non-Disjunction„ bezeichnete Erscheinung.

Gelegentlich entstehen bei *Drosophila* Tiere, welche das **X**-Chromosom zweimal und dazu aber auch, gewissermaßen überzählig, ein **x**-Chromosom aufweisen. Diese Tiere sind ebenfalls Weibchen. Wie wir nachher noch hören werden, ist es bei vielen Tieren und so auch bei *Drosophila* möglich, die **X**- und die **x**-Chromosomen mikroskopisch voneinander zu unterscheiden. In Fig. 69 sind nebeneinander die Chromosomensätze eines normalen Weibchens und Männchens und darunter eines solchen Weibchens mit einem überzähligen **x**-Chromosom (in der Figur als **Y** bezeichnet) abgebildet.

Diese Weibchen zeigen bei Kreuzungen, die auf Grund ihres abnormen Chromosomenbestandes zu erwartenden eigenartigen Kom-

plikationen des Erbganges, die aber hier nicht im einzelnen besprochen werden können (Literatur bei MORGAN-NACHTSHEIM). Von Interesse ist hierbei, daß zuerst diese Besonderheiten des Erbganges auffielen und daß dann rein theoretisch zunächst, geschlossen wurde, daß hier Tiere mit der eben geschilderten Besonderheit ihres Chromosomenbestandes vorliegen mußten. Und diese Erwartung wurde dann nachträglich erst durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt.

Wir haben eben schon kurz erwähnt, daß es bei vielen Tieren möglich ist, die **X**- von den **x**-Chromosomen mikroskopisch zu unterscheiden. In Fig. 69 ist der Unterschied zwischen den beiden Chromosomen in den diploiden Zellen der Männchen deutlich erkennbar.

Auch bei anderen Tieren sind diese Unterschiede zwischen den **X**- und den **x**-Chromosomen sehr auffällig, und es kommen zu dem Größenunterschied noch Verschiedenheiten der Form hinzu.

In Figur 70 ist die Chromosomengarnitur einer Wanze abgebildet, wo sehr deutlich Unterschiede vorliegen.

Vielfach finden wir auch, daß die **x**-Chromosomen überhaupt fehlen: Die Eier enthalten bei solchen Tieren n, die Spermatozoiden teils n, teils n—1 Chromosomen. Die Körperzellen der Weibchen haben 2 n, die Körperzellen der Männchen $2n$ —1 Chromosomen.

Auch diese ganze Frage der Cytologie der Geschlechtsbestimmung kann hier nur eben angedeutet werden. Für ihr näheres Studium sei vor allem auf das jetzt schon oft zitierte Buch von GOLDSCHMIDT (Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung) verwiesen.

Die normale Geschlechtsvererbung wird bei manchen Organismen in eigenartiger Weise durch Parthenogenesis kompliziert, die besonders bei der Geschlechtsvererbung vieler Insekten eine große Rolle spielen.

Wir haben, um gleich ein bestimmtes Beispiel zu wählen, bei der Honigbiene, *Apis mellifica*, die folgende eigentümliche Geschlechtsvererbung: Ein fortpflanzungsfähiges Weibchen, eine „Königin", wird einmal in ihrem Leben von einem Männchen, einer „Drohne", befruchtet. Das Sperma bleibt in einem eigenen Behälter im Leibe der Königin lange Zeit lebensfähig, und die Königin kann willkürlich ein von ihr abgelegtes Ei befruchtet werden lassen, oder aber auch unbefruchtet ablegen; Eier, die sie in „Königinnenzellen" und in „Arbeiterinnenzellen" ablegt, werden befruchtet, Eier dagegen, die sie in „Drohnenzellen" legt, werden von ihr nicht befruchtet. Aus den unbefruchteten Eiern entwickeln sich nur Männchen, d. h. Drohnen,

aus den befruchteten Eiern entstehen nur Weibchen d. h. Königinnen und Arbeiterinnen.

Diese merkwürdige Entwicklung ist folgendermaßen zu verstehen: die Weibchen sind bei den Bienen in ganz normaler Weise diploid und homogametisch, haben also, wenn wir die in den früheren Beispielen z. B. bei *Drosophila* gebrauchte Formulierung beibehalten, die Formel **XX**. Diese Weibchen erzeugen nur einerlei Art Eier, die alle nur einen einfachen Chromosomensatz und dementsprechend auch nur ein **X**-Chromosom enthalten. Diese Eier sind nun imstande, sich ohne Befruchtung „parthenogenetisch" zu entwickeln, und es entstehen auf

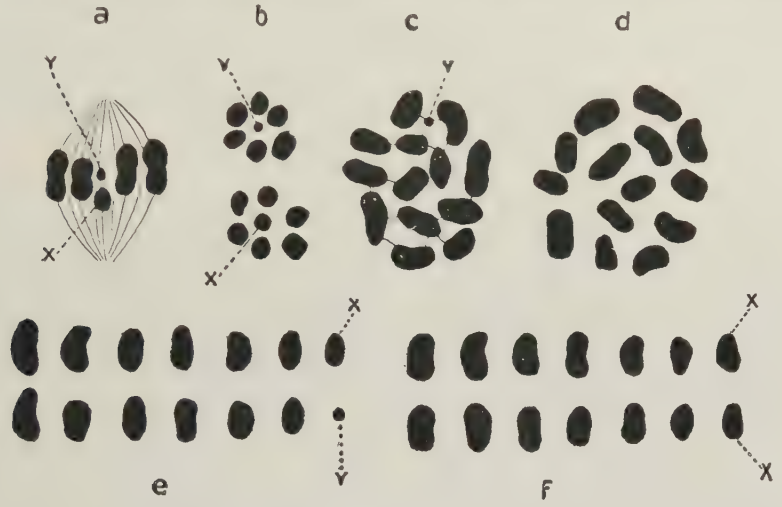


Fig. 70. Chromosomen der Wanze *Lygaeus* (nach WILSON aus GOLDSCHMIDT.) **e** Die Chromosomen eines Männchens, **f** die eines Weibchens. **c** Die Chromosomen eines Männchens, **d** die eines Weibchens in natürlicher Lage. **a** Reduktionsteilung in einer Samenzelle, **b** die Tochterplatten dieser Teilung. Mit **X** ist überall das **X**-Chromosom, mit **y** das **x**-Chromosom bezeichnet.

diese Weise Bienen mit der haploiden Chromosomenzahl in ihren Körperzellen. Diese Tiere sind alle männlich (Drohnen). Diese Männchen können, weil sie haploid sind, ohne Reduktionsteilung ebenfalls nur einerlei Art von Sexualzellen, die alle auch **X** enthalten, ausbilden. Aus Eizellen, die durch solche **X**-Spermatozoiden befruchten werden, entstehen wieder diploide **XX**-Tiere d. h. die Weibchen (Königinnen und Arbeiterinnen).

Der Umstand, daß bei den Bienen die Männchen haploid sind, hat sehr eigenartige Folgen für den Erbgang bei Kreuzungen verschiedener Bienenrassen. Jede in **n** Faktoren heterozygotische Königin wird 2^n verschiedene Kategorien von Drohnen erzeugen. Die Drohnen sind ja gewissermaßen nur „personifizierte" Sexualzellen.

Als zweites Beispiel sei die Reblaus (Fig. 71) genannt. Hier entstehen aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern der Fundatrix-Weibchen nur Weibchen. Von diesen Weibchen (Migrantes) erzeugt ein Teil ebenfalls parthenogetisch nur Weibchen, der andere Teil nur Männchen. Dies kommt dadurch zustande, daß bei der Reifung der Eier, welche zu Männchen werden, zwei Chromosomen in den Richtungskörper wandern und ausgeschaltet werden. Es entsteht also hier die Verschiedenheit im Chromosomenbestand der beiden Geschlechter nicht

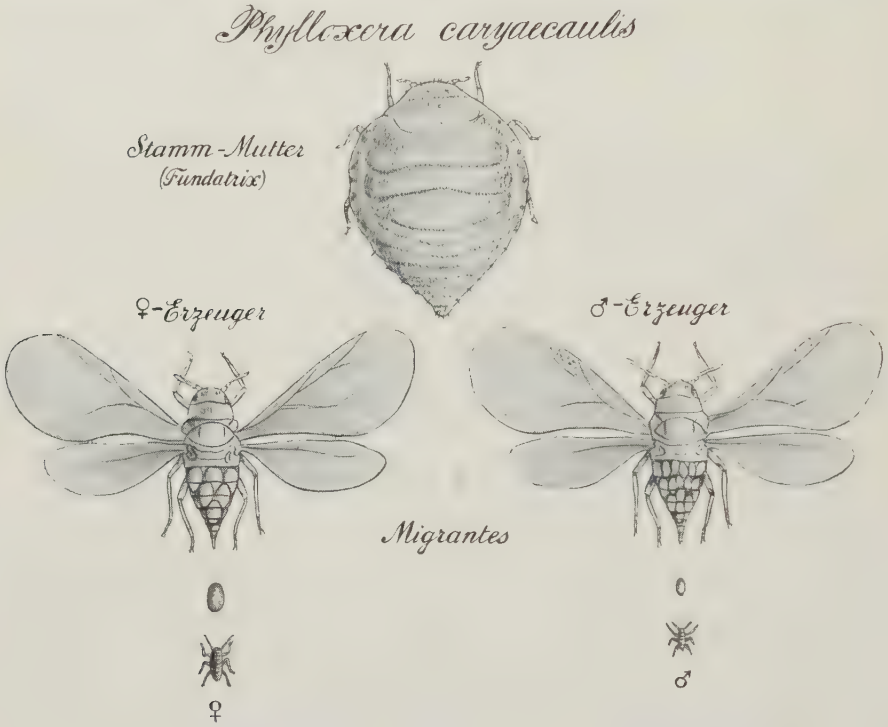


Fig. 71. Generationsfolge bei *Phylloxera*. (Nach MORGAN-NACHTSHEIM.)

durch Mendelspaltung wie sonst, sondern durch diese Eigenart der Richtungskörperbildung.

Aus der Paarung der so entstandenen Männchen und Weibchen entstehen weiterhin nur Weibchen (die Fundatrix-Generation). Das kommt dadurch zustande, daß zwar diese Männchen zweierlei Spermatozoiden bilden, aber die eine Kategorie — die männchenbestimmenden **x**-Spermatozoiden — geht zugrunde, nur die weibchenbestimmenden **X**-Spermatozoiden kommen zur Funktion.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei den Blattläusen.

Die Auffassung, daß der Geschlechtsunterschied als ein selbständiger, unabhängig von den übrigen, mendelnder „Grundunterschied" vererbt wird, gibt auch ohne weiteres den Schlüssel zum Verständnis der Beobachtung, daß die Kreuzung eines Weibchens einer Art (etwa Fasanenhenne) mit dem Männchen einer anderen Art (etwa Haushahn) männliche Bastarde gibt, die deutlich einzelne Eigenschaften der Männchen der Art aufweisen, zu der die Mutter gehört, und umgekehrt Weibchen mit Eigenschaften, welche die Weibchen der väterlichen Spezies zeigen. Das kann man sich leicht klarmachen, wenn man ein entsprechendes Formelschema aufstellt. Ich brauche dies hier wohl nicht im einzelnen auszuführen. Es ist sonderbar, wie schwer es vielen Leuten fällt, sich in diese einfachen Dinge hineinzudenken.

Man muß sich nur daran erinnern, daß ein und derselbe idioplasmatische Grundunterschied sich in der verschiedenartigsten Weise äußern kann. Der Faktor, welcher den Unterschied zwischen Männchen und Weibchen bedingt, beeinflußt nicht bloß die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane und der Geschlechtszellen, sondern alle möglichen anderen Eigenschaften eines Individuums, ich darf wohl hier auf das in Vorlesung VIII bereits Gesagte verweisen.

Ganz besonders schön ist das an allen getrenntgeschlechtlichen Pflanzen nachweisbar. Genau so wie ein Kaninchen, das weiß ist, weil ihm der Faktor **A** (Grundfaktor für Farbe) fehlt, trotzdem die Faktoren **G** (Wildfarbigkeit) oder **K** (Scheckung) enthalten und übertragen kann, obwohl es selber eben wegen des Fehlens von **A** weder Wildfarbigkeit noch Scheckung ausbilden und äußerlich zur Schau tragen kann, ebenso überträgt eine weibliche *Melandrium*-Pflanze, die keine Antheren ausbilden kann, alle möglichen Faktoren für Farbe, Form usw. der Antheren, die sie selber nicht äußerlich zur Schau trägt.

Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht auch Beobachtungen an Schmetterlingen, die wir vor allem J. C. H. de Meijere verdanken.

Es war den Lepidopterologen schon lange bekannt, daß es von manchen Schmetterlingsarten zwar nur eine Sorte von Männchen, aber mehrere, sehr verschiedene Sorten von Weibchen gibt. Auch das Umgekehrte kommt vor. Eine Spezies kann nur aus einer Sorte von Weibchen, aber aus mehreren Sorten von Männchen bestehen. Sehr auffällig ist ein solcher „Polymorphismus" der Weibchen bei *Papilio Memnon*. Das Männchen und die zugehörigen dreierlei Weibchen dieser Art sind in Fig. 72—75 (S. 218 u. 219) abgebildet. Die Weibchen werden als *forma Laomedon* (Fig. 73), *forma Agenor* (Fig. 74) und *forma Achates* (Fig. 75) bezeichnet. Wie ein Blick auf die Bilder zeigt, sind die Unterschiede sehr beträchtlich. Auch in der Farbe sind die Unterschiede sehr deutlich.

Fig. 72. *Papilio Memnon* ♂ (nach DE MEIJERE).

Fig. 73. *Papilio Memnon* ♀, f. Laomedon (nach DE MEIJERE).

Fig. 74. *Papilio Memnon* ♀, f. Agenor (nach DE MEIJERE).

Fig. 75. *Papilio Memnon* ♀, f. Achates (nach DE MEIJERE).

Wie aus den von DE MEIJERE bearbeiteten Zuchtversuchen von JACOBSON hervorgeht, ist die Sachlage hier die, daß die Farbe und Form durch 2 unabhängig mendelnde Faktoren bewirkt werden, die wir etwa **A** und **B** heißen wollen.

Fehlen alle zwei Faktoren, so haben die Weibchen die Form und die Farbe von *Laomedon*. Ist nur **A** vorhanden, lautet die Formel also **AAbb**, so haben die Weibchen die Form und Farbe von Fig. 74, d. h. sie stellen dann die *forma Agenor* dar. Sind **A** und **B** vorhanden, zo zeigen die Weibchen die Form und Farbe von *Achates*, Fig. 75.

In den Männchen dagegen äußern sich diese Faktoren **gar nicht**. Gerade so wie sich in einem **aa**-Kaninchen die Faktoren **G** u. a. nicht äußern. Also ein Männchen von der Formel **aabb** sieht genau ebenso aus wie eines von der Formel **AABB**. Daß aber, obwohl sie äußerlich nicht unterscheidbar sind, auch — entsprechend den verschiedenen Weibchen — verschiedene Männchen vorkommen, geht mit Sicherheit aus JACOBSONS Kreuzungsversuchen hervor, die vollkommen klar und verständlich sind, wenn man diese Ausnahme macht. Einige von den zahlreichen Versuchen seien hier mitgeteilt.

Versuch 1.

Achates-Weibchen Nr. 1 × Männchen Nr. I P_1

11 Männchen, 10 *Agenor*-Weibchen und 10 *Achates*-Weibchen F_1

Offenbar war hier das Männchen **AAbb**, das Weibchen aber **AABb**. Eine solche Kreuzung muß *Agenor*-Weibchen und *Achates*-Weibchen in gleicher Zahl ergeben, d. h. 2 Männchen: 1 *Achates*-Weibchen : 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 2.

Achates-Weibchen Nr. 5 × Männchen Nr. V P_1

(aus F_1 von Versuch 1) (aus F_1 von Versuch 1)

3 Männchen, 1 *Agenor*-Weibchen, 4 *Achates*-Weibchen F_1

Hier war das Männchen wohl **AABb** und ebenso auch das Weibchen. Männchen und Weibchen von dieser Formel müssen ja auch in F_1 von Versuch 1 entstehen. Aus der Paarung zweier Tiere mit dieser Formel müssen theoretisch *Achates*-Weibchen und *Agenor*-Weibchen im Verhältnis 3 : 1 hervorgehen, d. h. 4 Männchen : 3 *Achates*-Weibchen : 1 *Agenor*-Weibchen.

Versuch 3.

Agenor-Weibchen Nr. 2 × Männchen Nr. II P_1

32 Männchen, 17 *Agenor*-Weibchen, 19 *Laomedon*-Weibchen F_1

Danach war das Männchen Nr. II **aabb**, das Weibchen Nr. 2 **Aabb** und

zu erwarten wäre 2 Männchen : 1 *Agenor*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen.

Versuch 4.

Laomedon-Weibchen Nr. 17 × Männchen Nr. XVIII. P_1

20 Männchen, 4 *Laomedon*-Weibchen, 8 *Achates*-Weibchen F_1

Offenbar war hier das Männchen **AaBB** und das Weibchen **aaBB**. Zu erwarten wäre auf Grund dieser Formel: 2 Männchen : 1 *Achates*-Weibchen : 1 *Laomedon*-Weibchen. In Anbetracht der sehr kleinen Zahlen ist die Übereinstimmung zwischen den gefundenen Zahlen und den berechneten aber auch hier noch groß genug.

Derartige Versuche hat JACOBSON im ganzen 17 ausgeführt und, wie DE MEIJERE gezeigt hat, stimmen alle dabei gefundenen Tatsachen völlig mit der Theorie überein.

Ein ganz analoger Fall, wo ebenfalls zu einem Männchentyp drei ganz verschiedene Weibchentypen gehören, ist in Fig. 76 abgebildet. Auf den hier gleichzeitig zur Darstellung gebrachten Mimetismus kommen wir später noch zurück.

Wir haben jetzt eine Fülle von Tatsachen kennen gelernt, die alle uns zu dem Schluß zwingen, daß auch der Geschlechtsunterschied nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird. Wir wissen ferner aus der gemeinsamen Arbeit von Cytologie nur Vererbungsforschung, daß der Geschlechtsunterschied darauf beruht, daß zwischen den beiden Partnern eines bestimmten Chromosomenpaares (den Geschlechtschromosomen) ein gewisser Unterschied besteht. Wir drücken diesen Unterschied — der oft mikroskopisch erkennbar ist[1]) — dadurch aus, daß wir die eine Sorte von Chromosomen als **X** die andere als **x** (oder häufig auch als **Y**) bezeichnen. Wir wissen weiter, daß das eine Geschlecht immer homozygotisch, das andere immer heterozygotisch ist. Welches Geschlecht homo- und welches heterozygotisch ist, das ist bei den verschiedenen Organismen verschieden.

Es ist nun die Frage: Entspringt dieser Grundunterschied **X**—**x** völlig den übrigen Grundunterschieden (Faktoren) die wir bisher kennen gelernt haben? Die Antwort lautet heute schon bestimmt: nein. Nach allem was wir wissen, sind ein **X**- und ein **x**-Chromosom von *Drosophila* nicht bloß in irgend einem von ihren vielen Chromomeren etwas verschieden, sondern hier ist der Unterschied ein sehr viel größerer. Das **ganze** **x**-Chromosom ist ja gewissermaßen völlig wirkungslos, und

[1]) Es wäre vielleicht besser, sich noch vorsichtiger auszudrücken, die ungleiche Form und Größe der beiden Geschlechtschromosomen könnte ja auch schon eine sekundäre Erscheinung sein, eine Folge des seiner eigentlichen Natur nach uns noch gänzlich unbekannten, zwischen den beiden Chromosomen bestehenden primären Geschlechtsunterschiedes.

ob ein Tier ein Männchen oder ein Weibchen ist, hängt davon ab, ob es einmal oder zweimal ein **X**-Chromosom enthält[1]).

Fig. 76. *Papilio dardanus.* 1. Männchenform. 2—4 die drei zugehörigen verschiedenen Weibchenformen (2. *Trophonius*form, 3. *Hippocoon*form, 4. *Ceuca*form). Die Reihe rechts (5—7) stellt drei andere Schmetterlingsarten dar, welche von den drei Weibchenformen des *Papilio dardanus* „imitiert" werden. 5. *Danais chrysippus*, 6. *Amauris viarius*, 7. *Amauris echeria.* (Nach PUNNETT aus GOLDSCHMIDT.)

Also auf einen einfachen mendelnden „Erbfaktor" oder „Grundunterschied" läßt sich der Geschlechtsunterschied wahrscheinlich nicht zurückführen.

[1]) Hier ist der Umstand sehr wichtig, daß die **XXx**-Tiere Weibchen sind.

Vorlesung XI

Vererbung des Geschlechts II. — Die Intersexualität. — Bestimmung und Beeinflussung des Geschlechtes

Wir haben schon zu Beginn der letzten Vorlesung gehört, daß wir bei Pflanzen und Tieren sehr weit verbreitet auch Fälle kennen, wo nicht bloß die zwei Geschlechter „Männchen" und „Weibchen" vorkommen, sondern wo, sei es neben diesen beiden Typen, sei es ganz ausschließlich Individuen vorkommen, die irgendwelche sexuelle Zwischenformen darstellen.

Gerade das Studium aller dieser Zwischenformen dürfte wohl später zu einem tiefern Verständnis des ganzen Geschlechtsproblems führen. Heute sind wir noch nicht soweit. Es scheint mir aber doch angezeigt, wenigstens einen Überblick über das wichtigste bereits bekannte Tatsachenmaterial zu geben.

Gewissermaßen eine Kategorie für sich bilden anormale Geschlechtstypen, die gelegentlich als Mutanten aufgetreten sind. Einen solchen Fall hat z. B. SHULL für *Lychnis dioica* beschrieben. Zu der „Spezies" *L. dioica* werden von vielen Systematikern die in diesen Vorlesungen sonst als *Melandrium album* und *Melandrium rubrum* bezeichneten beiden Wiesenlichtnelken zusammengefaßt. Normalerweise kommen hier reine Männchen und reine Weibchen vor, und nach dem vorhin (S. 207) besprochenen Fall von geschlechtsgebundener Vererbung zu schließen, sind die Männchen heterozygotisch im Geschlechtsfaktor. SHULL fand nun als „Mutanten" mehrfach erblich zwitterige Individuen und untersuchte ihre Erblichkeit. Geselbstet gaben diese Zwitter im wesentlichen Weibchen und Zwitter und daneben nur ganz vereinzelte reine Männchen, die wohl am besten ihrerseits selbst wieder als Mutanten zu deuten sind. Kreuzungen zwischen reinen Weibchen und Pollen von Zwitterpflanzen gaben reine Weibchen, Zwitter und ebenfalls wieder ganz vereinzelte reine, wohl in gleicher Weise wie im vorigen Versuche zu deutende Männchen. Kreuzungen zwischen Zwittern und reinen Männchen gaben Weibchen, Männchen und Zwitter.

Es ist vorläufig danach mit Sicherheit nur zu sagen, daß diese sekundären Zwitter gewissermaßen abgeänderte Männchen sind. Wie aber im einzelnen dieser Fall zu verstehen ist, müssen erst die weiteren Untersuchungen zeigen.

Eine zweite Gruppe von „intersexuellen" Organismen stellen die von GOLDSCHMIDT untersuchten eigenartigen ♀♂ — zwitterigen Individuen dar, welche beim Schwammspinner *Lymantria dispar* in gewissen Rassenkreuzungen auftreten. Diese „intersexuellen" Schwammspinner sind

theoretisch so interessant, daß die Versuche etwas näher besprochen werden sollen.

Von diesem über einen großen Teil von Europa und Asien verbreiteten Schmetterling (Fig. 77) sind eine Menge von Lokalrassen bekannt.

Kreuzungsversuche zwischen solchen Rassen hatten hinsichtlich der Geschlechtsvererbung das folgende Ergebnis:

Waren Männchen und Weibchen von der gleichen Rasse, so entstanden stets nur normale Männchen und normale Weibchen. Waren die gepaarten Tiere von verschiedener Rasse, so entstanden in gewissen Kreuzungen regelmäßig eigentümliche intersexuelle Tiere.

a b

Fig. 77. *Lymantria dispar.* a normales ♂, b normales ♀ (nach GOLDSCHMIDT).

Z. B. ergaben: japanische ♀ × europäische ♂ typische Männchen und typische Weibchen in ungefähr gleicher Zahl, die reziproke Kreuzung dagegen, also: europäische ♀ × japanische ♂ gaben normale Männchen und intersexuelle Weibchen, d. h. Tiere, welche in ungleichem Grade eine Mischung von männlichen und weiblichen Eigenschaften aufweisen (vergl. Fig. 78).

Die F_2-Generationen aus diesen beiden Kreuzungen zeigen ebenfalls zunächst unverständliche Erscheinungen: In F_2 der ersten Kreuzung (jap. ♀ × europ. ♂) war ein Teil der Männchen intersexuell, in F_2 der zweiten Kreuzung (europ. ♀ × jap. ♂) waren rund 50% der Weibchen normal, rund 50% intersexuell.

Die Untersuchung weiterer Rassen von verschiedenen ostasiatischen und europäischen Herkünften ergab, daß Kreuzung gewisser Rassen Tiere mit schwacher, Kreuzung anderer Rassen Tiere mit starker Intersexualität hervorbrachten. Ich stelle in Form einer Tabelle einige solche Kreuzungen dar:

Fig. 78. Intersexuelle Weibchen von *Lymantria dispar*. a Tier mit schwacher, h mit höchstgradiger Intersexualität. k als Vergleichstier ein reines Männchen (nach GOLDSCHMIDT).

Rasse Kumamoto[1])	♀	×	Rasse Gifu	♂	=	normale	♂	nur	schwach	intersexuelle	♀
„ Hokkaido	♀	×	„ „	♂	=	„	♂	„	stärker	„	♀
„ Schneidemühl	♀	×	„ „	♂	=	„	♂	„	„	„	♀
„ Fiume	♀	×	„ „	♂	=	„	♂	„	hochgradig	„	♀
„ „	♀	×	„ Ogi	♂	=	„	♂	„	völlig in ♂ umgewand.		♀

Alle diese Rassen geben aber, wie vorhin schon gesagt, bei Paarung innerhalb der Rasse völlig normale Geschlechtsvererbung.

Wie ist nun dieser Befund zu deuten? Zunächst sei bemerkt, daß beim Schwammspinner das weibliche Geschlecht heterozygotisch im Geschlechtsfaktor ist. Weiterhin macht GOLDSCHMIDT, dem wir alle diese Untersuchungen verdanken, folgende Annahme, die ich, ohne mich damit ohne weiteres mit der GOLDSCHMIDTschen Deutung einverstanden zu erklären, im wesentlichen mit seinen eigenen Worten mitteilen möchte: Er macht zunächst die Annahme, daß Männchen sowohl wie Weibchen einen rein mütterlich übererbten „Weiblichkeitsfaktor" (**F**) enthielten, die Männchen enthielten außerdem homozygotisch einen gewissermaßen antagonistischen „Männlichkeitsfaktor" **M**, hätten somit (**F**)[2])**MM** als Formel, während die Formel der Weibchen (**F**)**Mm** sei. **F** und **M** wirken unabhängig voneinander mit einer quantitativ bestimmten Stärke, die wir ihre Valenz nennen wollen. Und die höhere Valenz ist entscheidend für das Resultat. Die Quantitäten sind aber derartig, daß ein **M** schwächer ist als **F** und daher in der weiblichen Konstitution nicht zur Wirkung kommt, zwei **M** aber stärker als **F** und daher in der männlichen Formel sich durchsetzen. Um dies und das Folgende klar zu machen, nehmen wir nun einmal an, wir könnten diese Valenzen messen. Und wir finden dann, daß die Weiblichkeitsanlage (**F**) 80 Einheiten stark ist, während einem Männlichkeitsfaktor die Wirkungskraft 60 zukommt. In der weiblichen Formel (**F**)**Mm** ist dann (**F**) um 20 stärker als das **M**, in der männlichen Formel (**F**)**MM** sind dagegen die zwei **M** mit dem Wert 120 um 40 stärker als (**F**). Nun sind zwei Möglichkeiten gegeben: Entweder genügt das kleinste Überwiegen eines Teiles über den andern, um letzteren zu unterdrücken; oder aber es ist ein bestimmtes Minimum nötig, um eine Geschlechtsanlage über die andere triumphieren zu lassen, ein epistatisches Minimum. Nehmen wir nun an, dieses Minimum betrage 20 Einheiten, dann haben wir ein Weibchen, wenn (**F**)—**M** $=>$ 20, und ein Männchen, wenn **MM** — (**F**) $=>$ 20; oder anders ausgedrückt: Wenn wir die Differenz zwischen den Valenzen beider Anlagen e nennen, dann sind die Grenzwerte von e für die beiden Geschlechter + 20 und — 20. Dies kann

[1]) Die Rassen sind bezeichnet nach den Orten, von denen sie stammen.

[2]) Mit (**F**) soll weiterhin immer der rein durch die Mutter weiter gegebene „Weiblichkeitsfaktor" bezeichnet werden.

praktisch ausgedrückt werden, wie es Fig. 79 zeigt, indem die Werte für e auf einer Geraden angeordnet werden. Individuen rechts von + 20 sind Männchen, links von — 20 sind Weibchen und die dazwischen liegenden sind die intersexuellen Formen. Sind sie heterozygot für **M**, dann sind sie intersexuelle Weibchen, sind sie homozygot für **M**, dann sind sie intersexuelle Männchen.

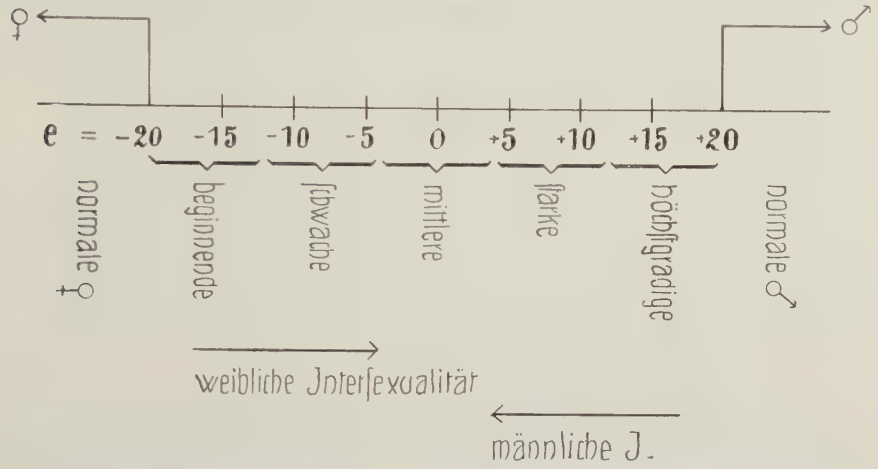


Fig. 79. Schematische Darstellung der Intersexualitätstypen als Ausdruck der Valenzdifferenzen **F** minus **M**. (Nach GOLDSCHMIDT.)

Wie erklärt dies nun den Grundversuch? Angenommen, wir haben zwei Rassen, die beide normal sind in bezug auf die quantitative Relation ihrer Geschlechtsfaktoren, die sich aber in den absoluten Werten der Valenzen unterscheiden. Wir sprechen dabei der Einfachheit halber von starken Formen, wenn die Valenz von **M** relativ hoch ist, und entsprechend von schwachen Formen. Wir könnten dann die folgenden Valenzverhältnisse finden:

Schwache Europäer				Starke Japaner			
♀	(**F**)	**Mm**		♀	(**F**$_a$)	**M**$_a$ **m**$_a$	
	80	60			100	80	
♂	(**F**)	**MM**		♂	(**F**$_a$)	**M**$_a$ **M**$_a$	
	80	120			100	160	

b a

Es ist klar, daß beide Rassen, wenn rein gezüchtet, sexuell normal sind. Kreuzen wir nun ein japanisches Weibchen mit einem europäischen Männchen (Pfeil a), dann ist F_1:

♀	(**F**$_a$)	**Mm**	♂	(**F**$_a$)	**M**$_a$ **M**
	100	60		100	80 60
					140

Der Wert e beträgt dann + und — 40, beide Geschlechter sind normal. Die reziproke Kreuzung aber (Pfeil b) gibt in F_1:

♀ (F)	Ma m	♂ (F)	M Ma
80	80	80	80 60
			140

Hier ist nun beim Weibchen e = 80—80 = 0. Die Weibchen sind also intersexuell, genau halbwegs zwischen den Geschlechtern. Dies erklärt nun ohne weiteres die Resultate der verschiedenen Kreuzungen, die oben aufgezählt wurden. Die Reihenfolge des Wertes für **M** bei den genannten Rassen ist:

Schwache Rasse: Schneidemühl, Hokkaido

Mittelstarke Rasse: Gifu

Sehr starke Rasse: Ogi.

Und für den Wert von (**F**) ist die schwächste Rasse Fiume, dann folgen Schneidemühl und Hokkaido.

Es ist keine Frage, daß diese von GOLDSCHMIDT gemachten Annahmen völlig mit den Befunden im Einklang stehen.

GOLDSCHMIDT zieht nun weiterhin aus der Art und Weise, in welcher in der individuellen Entwicklung die Umwandlung von ♀ in ♂ und umgekehrt von ♂ in ♀ vor sich geht, den Schluß, daß die „Faktoren" (**F**) und **M** enzymartige Stoffe seien, die in den verschiedenen Rassen in ungleicher Menge vorhanden seien.

Ob auch diese Annahme, für welche GOLDSCHMIDT gewichtige Argumente anführt, völlig berechtigt ist, möchte ich dahingestellt lassen. Man könnte wohl, ohne zu einer so grundsätzlich neuen Hypothese seine Zuflucht zu nehmen, den ganzen Tatsachenkomplex auch dadurch verständlich machen, daß man annimmt, der Geschlechtsunterschied werde nicht durch einen „Geschlechtsfaktor" sondern durch eine Serie unilokaler und gleichsinniger Faktoren bedingt.

Es würde aber zu weit führen, diese Fragen hier ausführlich zu besprechen. Es kam mir nur darauf an, Ihnen wenigstens skizzenhaft zu zeigen, auf welcher Linie sich augenblicklich die wissenschaftliche Pionierarbeit bewegt. Ich muß auch hier wieder für ein Spezialstudium auf die Spezialwerke (vor allem GOLDSCHMIDT) verweisen.

Im Anschluß an das Thema Geschlechtsvererbung wollen wir dann noch eine Reihe von andern mit der Erscheinung der Sexualität im Zusammenhang stehender Fragen besprechen, nämlich zunächst die Frage nach dem Wesen der „sekundären" Geschlechtsmerkmale, dann die Frage, ob es möglich ist, „epigam" also nach erfolgter Befruchtung das Geschlecht noch zu verändern, und endlich die Frage, wie weit

das gegenseitige Zahlenverhältnis der Geschlechter durch äußere Faktoren beeinflußbar ist.

Zunächst zum Thema sekundäre Geschlechtsmerkmale sei vorweg daran erinnert, daß ganz allgemein jeder Erbfaktor, jeder Grund-

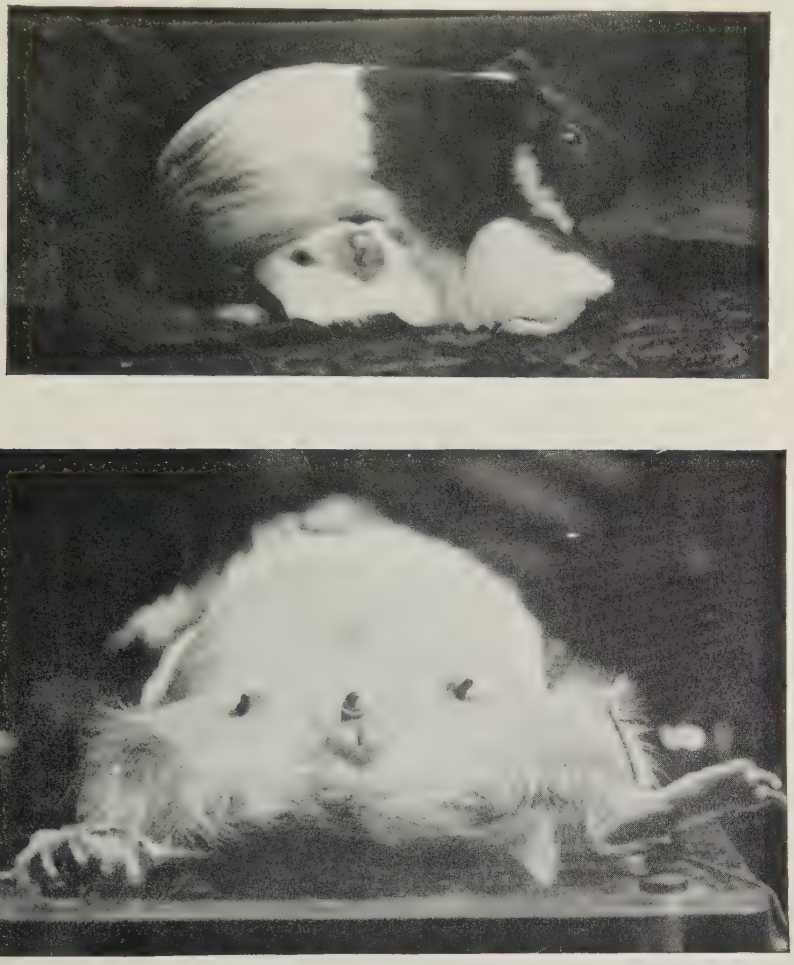


Fig. 80. Feminiertes männliches Meerschweinchen. Oben säugend, unten Darstellung der Zitzen. (Nach STEINACH aus GOLDSCHMIDT.)

unterschied sich in dem Organismus in sehr verschiedenartiger Weise äußert. Man hat nun aber gerade für den Geschlechtsfaktor in besonders klarer Weise zeigen können, inwiefern der primäre Geschlechtsunterschied quasi sekundär noch allerhand andere Unterschiede im Bau der beiden Geschlechtsindividuen nach sich zieht.

Bei den Säugetieren und Vögeln, wo wir ja häufig zwischen Männchen und Weibchen morphologische und physiologische Unterschiede

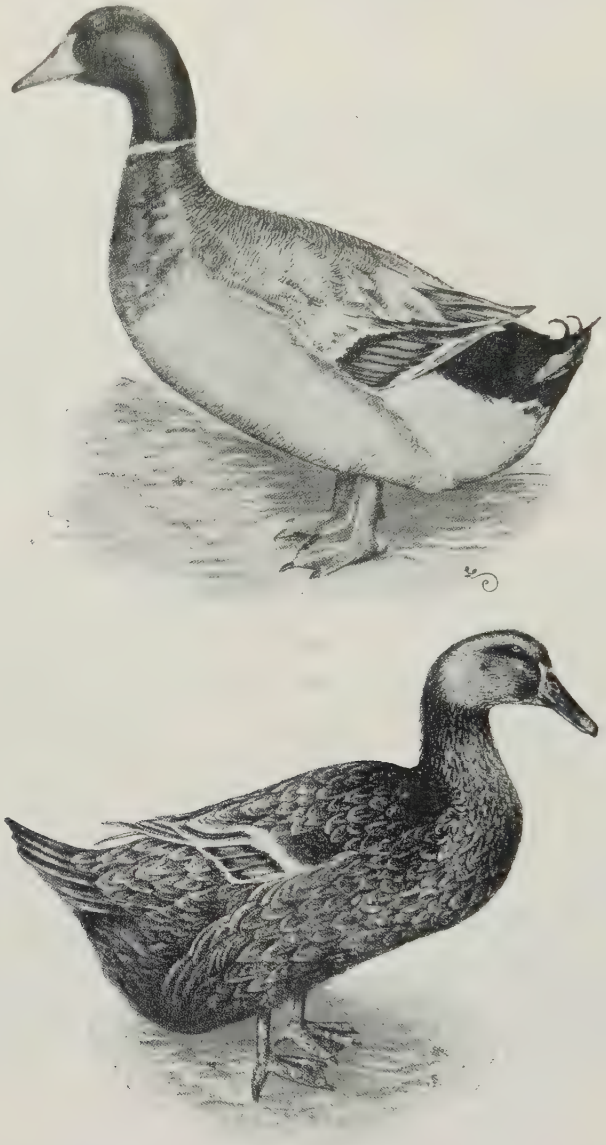


Fig. 81. Rouen-Enten ♂ und ♀. (Nach GOODALE aus GOLDSCHMIDT.)

finden, die größer sind als sogar Gattungsunterschiede, sind diese „sekundären Sexualcharaktere" mindestens zu einem großen Teil die unmittelbare Folge von Entwicklungsreizen, die ausgehen von Stoffwechselprodukten der Geschlechtsdrüsen. Man nennt solche Stoff-

wechselprodukte, die formativ einen großen Einfluß haben, „Hormone". Wenn man in ein jugendliches Männchen z. B. von Meerschweinchen, dem man die Hoden entfernt hat, Ovarien transplantiert, so erfolgt die ganze weitere Entwicklung so weit eben die Differenzierung der Organe noch nicht vollendet ist, gewissermaßen in weiblicher Richtung. Z. B. die Brustdrüsen entwickeln sich wie bei Weibchen, sondern auch Milch ab und diese „feminierten" Männchen (Fig. 80) bekommen einen richtigen Säugeinstinkt und verhalten sich auch in ihren sexuellen Trieben wie

Fig. 82. Kastrierte Rouen-Ente. Erpel-federig geworden. (Nach GOODALE aus GOLDSCHMIDT.)

Weibchen. Dabei sind aber ihre äußeren Genitalien, die ja zur Zeit der Operation schon differenziert waren, ganz typisch männlich.

Ganz in entsprechender Weise lassen sich männliche Vögel feminieren. Bei weiblichen Vögeln genügt auffälliger Weise meist schon nur einfache Kastration, d. h. Entfernung der Ovarien, um die Tiere im Federkleid sehr stark Männchen-ähnlich werden zu lassen. Ein solcher Fall ist in Fig. 81 und 82 abgebildet.

Im einzelnen kennen wir über die Wirkung des bloßen Ausfalles der Wirkung der Geschlechtshormonen (Kastrationsfolgen bei Menschen und Tieren) eine ungeheure Fülle von Tatsachen. Ich kann aber auf diese Fragen, die ja schon mehr in das Gebiet der Entwicklungsmechanik und nicht in das der Vererbungslehre gehören, nicht näher eingehen.

Nur ein Sonderfall von Hormonenwirkung der Geschlechtsdrüsen, der auch vom Standpunkte der Vererbungslehre aus besonderes Interesse hat, sei hier noch kurz besprochen, nämlich die sogenannten „Zwicken" des Rindes.

Während eineiige Zwillinge der Säugetiere, die aus einem befruchteten Ei gewissermaßen durch eine Art von vegetativer Vermehrung entstehen, immer das gleiche Geschlecht haben, können Zwillinge, die aus zwei verschiedenen, zufällig gleichzeitig zur Befruchtung gelangten Eiern entstehen, gleich- oder verschiedengeschlechtlich sein. Wenn aber gerade beim Rinde solche zweieiige Zwillinge verschiedengeschlechtlich sind, dann ist immer der weibliche Zwilling mehr oder weniger stark „masculiniert". Er ist also etwa so beschaffen, wie wenn er in einem frühen Embryonalstadium kastriert wäre und ihm statt der Ovarien Hoden implantiert worden wären. Diese Masculinierung rührt daher, daß beim Rinde im Gegensatz zu andern Säugern die Blutgefäße der Placenten der Zwillinge in unmittelbare Verbindung treten, so daß das Blut der Zwillinge sich mischt. Es können also die offenbar besonders wirksamen Hormone des männlichen Zwillings die formative Ausgestaltung der weiblichen beeinflussen.

Die so entstehenden Zwicken sind also, wie schon gesagt, stark masculinierte Weibchen, die in allen Organen ungefähr Zwischenbildungen zwischen den beiden Geschlechtern darstellen.

Eine ähnliche Wirkung wie durch Geschlechtshormone kann bei manchen Organismen auch durch Parasiten ausgelöst werden, so bilden z. B. die Weibchen der Lichtnelke *Melandrium album* und anderer getrenntgeschlechtlicher verwandter Arten, die von einem Brandpilz *Ustilago Antherarum* befallen sind, ganz regelrechte, allerdings pollenlose Antheren aus. Noch auffälliger ist ein analoger Fall, aus dem Tierreich, der in Fig. 83 abgebildet ist. Die Männchen verschiedener Krabben-Arten, z. B. *Inachus mauritanicus*, in denen eine *Sacculina*-Art schmarotzt, werden sehr weibchenähnlich, weisen sogar gelegentlich in ihren Hoden rudimentäre Eier auf.

Wie wir eben gehört haben, werden bei vielen Tieren, so besonders den Säugetieren und Vögeln, die sekundären Geschlechtscharaktere zu einem großen Teil erst sehr indirekt durch Hormone der Geschlechtsdrüsen bedingt. Das ist aber nicht bei allen Organismen der Fall. Bei getrenntgeschlechtlichen Pflanzen üben die Geschlechtsorgane keinerlei derartige Fernwirkung aus, ein Zweig einer weiblichen Pflanze, der auf eine männliche Pflanze gepfropft wird, bleibt auch bei

allem weiteren Wachstum weiblich. Auch bei vielen Tieren haben wir die gleiche Sachlage. Wenn man z. B. in die männliche Raupe eines Schwammspinners nach Entfernung der jungen Hoden Ovarien einer gleichalten weiblichen Raupe implantiert, so können diese Ovarien sich völlig normal entwickeln, der fertige Schmetterling kann den ganzen

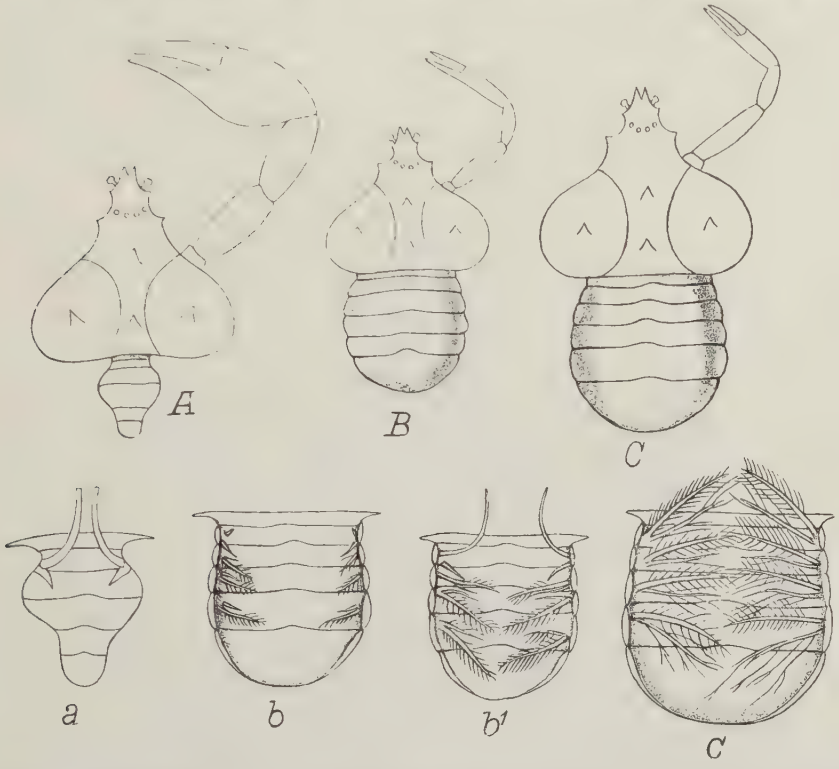


Fig. 83. Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere bei *Inachus mauritanicus* durch den Parasiten *Sacculina neglecta*. **A** Männchen, a Unterseite seines Abdomens. **C** Weibchen, c Unterseite seines Abdomens. **B** von *Sacculina* befallenes Männchen, b sein Abdomen, b_1 Abdomen eines andern befallenen Männchens. Bei A—C sind die Rumpfgliedmaßen nicht mitgezeichnet, ebenso nicht die linke Schere. (Nach GEOFFREY SMITH aus GOLDSCHMIDT.)

Leib voll reifer Eier haben, bleibt aber trotzdem in seinem ganzen Wesen und seinem übrigen Körperbau ein Männchen.

Hiermit hängt auch zusammen, daß sich bei den Insekten sehr eigenartige sektoriale oder Mosaik-Zwitter nicht allzuselten beobachten lassen, wie die vielbesprochenen „Eugsterschen Zwitterbienen", oder entsprechende Tiere bei *Drosophila*, von denen eines in Fig. 84 abgebildet ist. Ein Gynandromorph wie der abgebildete, kam auf sehr verschiedenartige Weise, vor allem durch Störungen der Chromosomenverteilung bei der ersten Teilung

des befruchteten Eies entstehen. Wenn z. B. bei einem in dem Faktor **Y** heterozygotischen Weibchen bei der ersten Teilung des befruchteteten Eies der einen Tochterzelle das eine **X**-Chromosom abhanden kommt, in dem der Faktor **Y** enthalten ist, dann wird der ganze Körperteil, welcher aus dieser Zelle entsteht, zunächst männlich sein müssen (weil er nur ein **X**-Chromosom enthält, er muß ferner gelb sein, weil er nur das **X**-Chromosom mit dem Faktor **y** enthält, d. h. es wird ein Tier entstehen, wie das in Fig. 84 abgebildete.

Fig. 84. Gynandromorphes Tier von *Drosophila melanogaster*. Rechts weiblich, links männlich (außerdem rechts grau, links gelb). (Nach MORGAN aus MORGAN-NACHTSHEIM.)

Im einzelnen können aber wie gesagt gynandromorphe Tiere in verschiedener Weise entstehen.

Die zweite Frage, die hier in Anschluß an das Kapitel Geschlechtsvererbung noch besprochen werden soll, ist die, ob es möglich ist, ein Individuum, das „eigentlich" ein Männchen ist, ganz in ein Weibchen umzuwandeln, zu modifizieren und umgekehrt, und ferner die Frage, ob ein so in ein Weibchen umgewandeltes, modifiziertes Männchen sich dann erblich als Männchen oder als Weibchen verhält.

Wenn wir eine Konfusion vermeiden wollen, dann müssen wir hier zurückgreifen auf einiges, was wir in den Vorlesungen I—III besprochen haben. Wir haben dort festgestellt, daß nie ein Außenmerkmal wie Blütenfarbe, Blattform usw. als solches vererbt wird, sondern vererbt wird immer nur eine bestimmte Reaktionsfähigkeit auf die Außeneinflüsse. Die fertigen, an den Tieren oder Pflanzen sichtbaren, Außenmerkmale sind erst das Resultat dieser Reaktion. Die Außenmerkmale hängen also außer von der ererbten Reaktionsweise sehr wesentlich von Außeneinflüssen ab, die auf das betreffende Individuum einwirken, es modifizieren. Und die Modifizierbarkeit aller Außenmerkmale ist sehr groß, sehr viel größer als man gewöhnlich denkt.

Wir haben in Vorlesung I gehört, daß eine Pflanze aus einer normalerweise roten Primelrasse *P. sinensis rubra* weiße Blüten produziert, wenn man sie sehr warm kultiviert genau wie die Blüten einer weißen Rasse *P. sinensis alba*. Es ist also leicht möglich, ein Individuum der roten Rasse, das „eigentlich rot ist", so zu modifizieren, daß es äußerlich nicht mehr von einem Individuum der weißen Rasse unterscheidbar ist.

Denkbar wäre es danach auch, daß es möglich wäre z. B. von *Bryonia dioica* ein Individuum, das „eigentlich" weiblich ist, durch irgend welche Außeneinflüsse so zu modifizieren, daß es männlich wird. Diese nachträgliche Geschlechtsbestimmung wäre dann eine Modifizierung. Vererbungsversuche mit epigam in dem Geschlecht umgeänderten Pflanzen oder Tieren hätten natürlich auf Grund der neueren in dieser Vorlesung auseinandergesetzten theoretischen Vorstellungen das größte Interesse. Eine „eigentlich" weibliche, aber in männlich modifizierte Pflanze von *Bryonia dioica* müßte nach der Theorie nur weibliche Nachkommen geben, wenn man mit ihr eine gewöhnliche weibliche Pflanze befruchtet.

Eine von den eben besprochenen Zwicken (S. 232), die etwa einmal so weitgehend masculiniert wäre, daß sie ein weibliches Tier begatten könnte, würde danach nur weibliche Nachkommen haben können[1]).

Daß eine solche weitgehende Modifizierbarkeit des Geschlechtsunterschiedes möglich ist, geht daraus hervor, daß es Organismen gibt, bei denen überhaupt der Geschlechtsunterschied gar nicht erblich bedingt ist, sondern nur auf einer Ernährungsmodifikation beruht. Das beste Beispiel hierfür ist wohl der besonders von Baltzer genau untersuchte Wurm *Bonellia*. Hier sind die Weibchen

[1]) Vorausgesetzt, daß auch beim Rinde das männliche Geschlecht heterozygotisch im Geschlechtsfaktor ist.

etwa 4 cm lange eiförmige Tiere mit einem langen „Rüssel", die Männchen dagegen sind winzige Würmchen, die dauernd im Uterus der Weibchen leben. Die aus Eiern schlüpfenden jungen Würmchen sind geschlechtlich noch ganz undifferenziert, ob sie Männchen oder Weibchen werden, hängt nur davon ab, ob sie eine Gelegenheit finden, sich am Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen und darauf dann eine Zeit lang als Parasiten zu leben. Haben sie diese Gelegenheit, so werden sie zu Männchen, haben sie diese Gelegenheit nicht, so werden sie, mindestens in ihrer großen Mehrzahl zu Weibchen. Man kann auch dadurch, daß man am Rüssel eines alten Weibchens sitzende Tiere losreißt und sie zwingt, frei zu leben, ihre zunächst in männlicher Richtung gegangene Entwicklung in weibliche Richtung umstellen, d. h. man bekommt so eine Art von „intersexuellen" Tieren.

Wahrscheinlich liegt also die Sache bei *Bonellia* so, daß erblich, oder sagen wir lieber „genetisch", alle *Bonellia*-Tiere eigentlich Männchen sind, die Weibchen sind nur gewissermaßen „modifizierte[1]) Männchen".

Auch beim Frosche haben wir eine in vieler Hinsicht analoge Sachlage insofern, als mindestens bei vielen Lokalrassen, die Männchen in ihrer großen Mehrzahl eigentlich modifizierte Weibchen sind.

Die dritte von den hier noch kurz zu besprechenden Fragen ist die, ob es möglich ist, bei den zweigeschlechtlichen Organismen, bei denen der Geschlechtsunterschied erblich bedingt ist und in der in Vorl. X geschilderten Weise mendelt, das Häufigkeitsverhältnis der Geschlechter zu verschieben.

Wenn das eine Geschlecht immer heterozygot im Geschlechtsfaktor ist, die Fortpflanzung also immer nach dem Schema der „Rückkreuzung" vor sich geht, ist zunächst zu erwarten, daß die beiden Geschlechter in gleicher Zahl entstehen. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. Beim Menschen kommen z. B. auf 100 lebendgeborene Mädchen 106 Knaben. Wenn man alle Geburten, also auch sehr frühzeitige Aborte mitrechnet, kommt man zu einem noch größeren Knabenüberschuß. Andere Organismen zeigen wieder ein anderes Verhältnis. Woher diese Abweichung vom theoretischen Verhältnis 1 : 1 rührt, ist im einzelnen schwer zu sagen. Störungen können z. B. daher kommen, daß, wenn das männliche Geschlecht heterozygotisch ist, die beiden Sorten von Spermatozoiden ungleich widerstandsfähig sind, oder daß sie ungleich beweglich sind. Wenn also beim Menschen die x-Spermato-

[1]) „Modifiziert" in dem in Vorl. I definierten Sinne!

zoiden beweglicher sind als die **X**-Spermatozoiden, rascher und besser den Weg von der Scheide zum befruchtungsfähigen Ei zurücklegen können, dann ist damit der Knabenüberschuß erklärt.

Daß tatsächlich solche Unterschiede zwischen den Sexualzellen vorkommen, hat CORRENS durch sehr schöne Versuche zeigen können. Danach sind bei *Melandrium* (Männchen heterozygotisch im Geschlechtsfaktor) die männchenbestimmenden Pollenkörner bei der Befruchtung im Vorteil, ihre generativen Kerne werden rascher zu den Eizellen befördert als die der weibchenbestimmenden. Daher kommt es z. B. auch, daß, wie CORRENS zeigen konnte, Samen aus dem untersten Teil des Fruchtknotens (längerer Weg für die Pollenschläuche!) zu einem wesentlich höheren Prozentsatz Männchen ergeben als Samen aus dem oberen Teil des Fruchtknotens.

Die Erkenntnis, daß die beiderlei Sexualzellen des im Geschlechtsfaktor heterozygotischen Geschlechts physiologisch verschieden sind, zeigt grundsätzlich einen Weg zur willkürlichen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Pflanzen, Tieren und beim Menschen.

Vorlesung XII

Die Grenzen der Gültigkeit der Mendelschen Spaltungsgesetze. — Fälle nicht mendelnder Vererbung bei Rassenkreuzungen

In der ersten Zeit nach der Wiederentdeckung der MENDELschen Spaltungsgesetze der Bastarde hat man geglaubt, daß sie nur ganz ausnahmsweise in Geltung seien, daß im allgemeinen die Vererbung von Rassenunterschieden nach ganz andern, unbekannten, Gesetzen erfolge. Je weiter die wissenschaftliche Arbeit fortgeschritten ist, desto mehr hat sich aber auch der Geltungsbereich der Spaltungsgesetze erweitert. Davon haben Ihnen ja wohl die letzten 10 Vorlesungen einen Begriff gegeben. Man kann heute eher die Frage stellen, ob es überhaupt eine Vererbung von Sippenunterschieden gebe, die andern Gesetzen folge, und wenn es eine solche andere Vererbungsweise gebe, wo dann die Grenzen der MENDEL-Gesetze seien, wo fange das eine an, wo höre das andere auf?

Die Antwort auf diese Frage haben wir in der Vorlesung IX über die Faktorenkoppelung und über die cytologischen Grundlagen der MENDEL-Spaltung schon gehört.

Nach den MENDELschen Gesetzen werden alle diejenigen Sippenunterschiede vererbt, deren idioplasmatische Grundlage eine Verschiedenheit im Bau zweier homologer Chromosomen ist. Sippenunterschiede, deren idioplasmatische Grund-

lage irgend wie anders, etwa im Bau der Centrosomen, im Protoplasma oder sonst wie bedingt sind, können nicht mendeln. Ebenso werden wir keine Vererbung nach den Spaltungsgesetzen erwarten dürfen, wenn wir Sippen kreuzen, die so große Unterschiede im Kernbau aufweisen, daß der ganze verwickelte Apparat des Chromosomenaustausches und der Reduktionsteilung nicht mehr normal arbeitet.

Von Sippenunterschieden, die nicht mendeln, weil sie nicht auf Unterschieden im Bau der Chromomeren, sondern auf andern idioplasmatischen Verschiedenheiten beruhen, kennen wir heute erst sehr wenige. Die übergroße Mehrzahl aller erblichen Unterschiede innerhalb einer „Art“ beruht wohl auf Verschiedenheiten einzelner Chromomere.

Dagegen stoßen wir auf Sippenunterschiede, die „nicht mendeln“, wegen zu großer Verschiedenheit des Kernbaus der gekreuzten Sippen, sobald wir Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten vornehmen.

Betrachten wir hier zunächst die zuerst genannten wenigen Fälle von Sippenunterschieden, die nicht auf Verschiedenheiten in den Chromomeren beruhen.

Das erste Beispiel davon hat CORRENS bei *Mirabilis*, einer viel kultivierten Gartenblume, gefunden.

Bei *Mirabilis Jalapa* gibt es eine Rasse *Mirabilis Jalapa albomaculata*, die statt normal grüner ganz unregelmäßig gelblich-weiß und grün gescheckte Blätter hat (Fig. 85b). Die einzelnen Pflanzen sind sehr ungleich stark bunt, die Blätter können grün mit weißen Fleckchen oder aber auch weiß mit grünen Fleckchen sein und dazwischen finden sich alle Übergänge. Es kommt ferner auch vor, daß einzelne Blätter dieser Rasse ganz grün und andere ganz gelblich-weiß sind. Typisch für die Rasse ist es ferner, daß sie vegetativ ganz erstaunlich inkonstant ist, es treten beständig Zweige auf, die ganz normal grün sind und es dann auch weiterhin dauernd bleiben, und ebenso treten auch entsprechende rein gelblich-weiße Zweige auf. Anatomisch beruht diese Buntblätterigkeit darauf, daß in den hellen Stellen die Chromatophoren nicht grün sind, sondern mehr oder weniger stark ausgebleicht. Die Grenze zwischen grünen und weißen Flecken in den Blättern einer solchen bunten Pflanze ist keine scharfe, sondern eine ganz allmähliche, die Zellen an der Grenze können blaßgrüne Chromatophoren haben, und auch innerhalb einer Zelle kann die Farbe der verschiedenen Chromatophoren ungleich sein. Rein grüne Äste an einer solchen Pflanze bleiben, wie eben schon gesagt, für gewöhnlich weiterhin dauernd grün, rein weiße dauernd weiß.

Ebenso unregelmäßig wie das vegetative Verhalten dieser Pflanzen ist auch ihre Erblichkeit. Grüne Äste haben im allgemeinen rein grüne, auch weiterhin konstant grün bleibende Deszendenz. Weiße Äste geben nur weiße, bald verhungernde Keimpflanzen. Die Blüten auf den bunten Ästen geben teils gelblich-weiße, teils grüne, teils gescheckte Keimpflanzen. Lebensfähig sind nur die grünen und die gescheckten Keimlinge, aber letztere auch nur von einem gewissen minimalen Chlorophyllgehalt an. Die grünen Keimpflanzen aus der Nachkommenschaft

a b

Fig. 85. Blätter von *Mirabilis Jalapa* (a) und *M. J. albomaculata* (b) nach CORRENS.

von gescheckten Ästen dieser *albomaculata*-Pflanzen bleiben grün und haben auch weiterhin eine grüne Deszendenz.

Die Zahl der grünen, gescheckten und der mehr oder weniger rein weißen Nachkommen aus einer Blüte ist sehr verschieden, je nachdem ob die Blüte auf einem stark oder schwach weiß gescheckten Aste aufsitzt.

Sehr eigenartig ist das Verhalten dieser Buntblätterigkeit bei Kreuzungen. Es zeigt sich nämlich, daß eine Vererbung nur durch die Mutter erfolgt. Die Versuche von CORRENS ergaben folgendes: Bestäubt man eine Blüte auf einem weißen Ast, oder eine, die an einer ganz weißen Stelle eines gescheckten Astes aufsitzt, mit Blütenstaub von einer normalen grünen Pflanze, so bekommt man nur weiße bald sterbende Keimlinge.

Die reziproke Kreuzung aber, d. h. Blüte einer grünen Pflanze bestäubt mit Pollen von einem weißen Ast der bunten Pflanze gibt nur grüne Deszendenten, die sich zwar in allen anderen Merkmalen (z. B. in der Blütenfarbe usw.) als Bastarde erweisen, die aber wiederum in Hinsicht auf dieses *albomaculata*-Merkmal rein nach der — hier grünen — Mutter schlagen, ebenso wie in der reziproken Kreuzung die Keimlinge ja auch alle nach der — dort weißen — Mutter geschlagen hatten. Diese grünen Bastarde aus der Kreuzung grün × weiß bleiben auch in weiteren Generationen völlig konstant grün.

Fig. 86. *Albomaculata*-Pflanze von *Antirrh. majus.*

Weitere Versuche zeigten alle in entsprechender Weise, daß die *albomaculata*-Eigenschaft immer nur durch die Mutter vererbt wird. So gibt eine Blüte auf einem gescheckten Aste bei Selbstbefruchtung grüne, gescheckte und weiße Nachkommen, und genau die gleiche Deszendenz geben entsprechende Blüten, die man mit Pollen von einem weißen Aste oder die man mit Pollen von einer rein grünen Pflanze bestäubt.

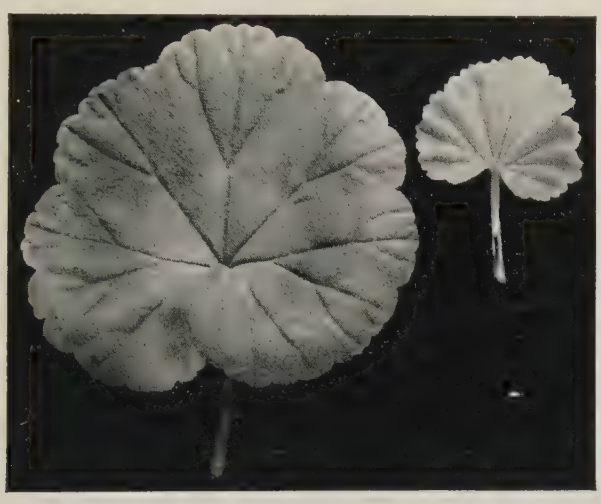
Wir haben hier demnach ein Merkmal vor uns, das nur durch die Eizelle übertragen wird und das ferner auch nicht spaltet. Außerdem wird aber dieses Merkmal in sehr unregelmäßiger, ganz ungleicher Weise durch die verschiedenen Blüten ein und desselben Individuums vererbt.

Vollkommen analoge *albomaculata*-Sippen mit genau der gleichen Vererbungsweise kommen auch bei *Antirrhinum* (Fig. 86), *Primula sinensis* und bei sehr vielen anderen Pflanzen vor.

Einen zweiten Rassenunterschied, der nach einer anderen Gesetzmäßigkeit vererbt wird, habe ich selbst bei *Pelargonium zonale*, der bekannten Zierpflanze, gefunden.

Es gibt von vielen Pflanzen Rassen, welche rein weißblätterig sind, z. B. bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und anderen. Diese Rassen spalten, gekreuzt mit grünen Rassen, ganz regelrecht auf. F_1 ist grün, F_2 besteht zu $^3/_4$ aus grünen und zu $^1/_4$ aus weißen Pflanzen. Ganz anders ist nun aber die Erblichkeit bei einer von mir untersuchten

rein weißen Sippe von *Pelargonium* (Fig. 87b). In sich ist auch diese Sippe völlig konstant, Sämlinge sind immer rein weißblätterig, und ebenso ist sie auch ganz konstant bei vegetativer Vermehrung (durch Aufpfropfen weißer Zweige auf grüne Pflanzen, auf deren Kosten die weißen Zweige dann leben). Kreuzungen zwischen der weißen und einer konstant grünen Sippe geben in beiden reziproken Wegen Sämlinge, die in sehr sonderbarer Weise mosaikartig aus grünen und weißen Komplexen zusammengesetzt sind. Vergl. Fig. 88 und 89 (obere Reihe). Im einzelnen sind diese Pflanzen sehr verschieden. Von Pflanzen,



a b

Fig. 87. Blätter einer grünen (a) und einer weißen (b) Sippe von *Pelargonium zonale*.

die äußerlich betrachtet ganz weiß aussehen und nur bei genauem Zusehen einen oder einige grüne Fleckchen zeigen, bis zu grünen mit nur ganz vereinzelten weißen Fleckchen finden sich alle Zwischenstadien. Einzelne Pflanzen sind anscheinend ganz weiß, einzelne anscheinend ganz grün, aber sehr wahrscheinlich sind dies nur extreme Fälle, wo die anders gefärbten Zellenkomplexe so klein sind, daß sie nur bei mikroskopischer Durchmusterung gefunden werden könnten. Diese mosaikartig zusammengesetzten Pflänzchen zeigen nun eine sehr eigenartige Weiterentwickelung, die ganz verschieden ist, je nach der Beschaffenheit der Stelle, aus welcher der Vegetationskegel sich entwickelt.

Sitzt der Vegetationskegel in einem grünen Mosaikstück, so geht daraus eine weiterhin rein grüne Pflanze hervor, die dann auch nur grüne Deszendenz hat (Fig. 89a).

Sitzt der Vegetationskegel in einem weißen Mosaikstück, so geht daraus eine rein weiße Pflanze hervor, Fig. 89c und Fig. 90, die rasch Hungers stirbt, wenn man sie nicht auf eine grüne Pflanze aufpfropft.

Fig. 88. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium zonale*.

Sitzt endlich der Vegetationskegel gerade auf der Grenze eines grünen und eines weißen Mosaikstückes, so geht daraus eine Pflanze hervor, die auf der einen Seite weiß, auf der anderen grün ist (Fig. 89b und 91). Die Blätter, die auf der weißen Seite entstehen, sind rein weiß, die auf der grünen Seite entstehenden rein grün, und Blätter, die auf der Grenze aufsitzen, sind halb grün, halb weiß. Diese Pflanzen haben offenbar einen auf der einen Seite grünen, auf der anderen Seite weißen Vegetationskegel, sie sind „Sektorialchimären“ [1]), wie der Terminus technicus heißt. Zweige, die auf einer solchen längsgeteilten Sektorialchimäre im grünen Teil entstehen, sind rein und konstant grünblätterig, Zweige, die im weißen Teil entstehen, sind rein und konstant weißblätterig.

Wir haben also den sonderbaren Fall, daß schon in der F_1-Pflanze, im Bastard selbst, vegetativ eine Aufspaltung erfolgt, die Bastardpflanze selber erweist sich als zusammengesetzt aus grünen und aus weißen Mosaikstücken.

Diese vegetative Aufspaltung betrifft aber **nur die Blattfarbe,** wenn man nämlich eine weißblätterige Sippe und eine grün-

[1]) Der Name „Chimäre“ ist von H. Winkler vorgeschlagen worden für Pflanzen, deren Vegetationspunkt zum Teil aus Zellen einer, zum Teil aus Zellen einer anderen Sippe besteht.

blätterige Sippe verwendet, die sich abgesehen von der Blattfarbe auch in anderen Merkmalen unterscheiden, etwa in der Blütenfarbe, dann mendeln die anderen Merkmale ganz regelrecht. Kreuzen wir eine weißblätterige rotblühende Rasse mit einer grünblätterigen weißblühenden Rasse, dann sind die Bastarde hinsichtlich der Blattfarbe mosaikartig zusammengesetzt, wie eben beschrieben, aber hinsichtlich der Blütenfarbe sind sie mendelnde Bastarde, sie haben blaßrote Blüten. Eine grün-weiße Sektorialchimäre, die aus einer solchen Bastardpflanze hervorgegangen ist, hat im weißen Teil sowohl wie

Fig. 89. Keimpflanzen von Bastarden zwischen einer grünen und einer weißen Sippe von *Pelargonium* (Schema.)

im grünen blaßrote Blüten, und wenn man aus den Blüten des grünen Teiles durch Selbstbefruchtung Samen gewinnt, so bekommt man daraus eine F_2-Generation, die hinsichtlich der Blütenfarbe in rotblühende und weißblühende Pflanzen aufmendelt!

Es gibt ferner bei *Pelargonium* auch **mendelnde** Rassen, die sich durch die Blattfarbe unterscheiden, z. B. gibt es eine gelbblätterige (heterozygotisch aureafarbige) Rasse, die der früher beschriebenen aureafarbigen *Antirrhinum*-Rasse völlig homolog ist. Homozygotisch gelbblätterige Pflanzen sind auch hier für sich allein nicht lebensfähig, und die aureafarbigen Bastarde zwischen einer gelben und einer grünen Rasse mendeln bei Selbstbefruchtung auf in $^1/_4$ homozygotische gelbe bald sterbende, $^2/_4$ heterozygotische aureafarbige und $^1/_4$ homozygotische grüne Pflanzen. Kreuzt man eine Aureapflanze mit einer grünen, so

bekommt man ganz der Regel nach 50% grüne und 50% aurea-blätterige Pflanzen.

Fig. 90. Rein weißblätterige, aus einem Mosaiksämling entstandene junge *Pelargonium*-Pflanze.

Fig. 91. Grün-weiße Sektorialchimäre, entstanden aus einem Mosaiksämling nach dem Typus von Fig. 89b. — Bei a ein ganz in dem weißen Sektor inseriertes rein weißes Blatt.

Man kann auch eine Kreuzung vornehmen zwischen der eben beschriebenen weißen, nicht mendelnden Sippe und einer Aurea-

pflanze. Man bekommt dann 50% Pflanzen, die weiß-aurea Mosaikpflanzen, und 50%, die weiß-grün Mosaikpflanzen sind. Daraus folgt, daß die weiße Sippe den mendelnden Grünfaktor enthält und daß dieser Faktor für Grün **mendelt**, ungestört durch die sonderbare Mosaikspaltung[1]).

Über eine dritte Kategorie von Buntblätterigkeit bei Pflanzen, die ebenfalls keine Mendelsche Vererbung zeigt, hat IKENO berichtet. Es gibt auch vom spanischen Pfeffer, *Capsicum annuum*, eine buntblätterige Sippe. Hier besteht aber die Nachkommenschaft einer selbstbefruchteten bunten Pflanze nur aus bunten Sämlingen. Rein grüne oder rein weiße Sämlinge wie bei den eben genannten Fällen von *Mirabilis* oder *Antirrhinum* treten hier nicht auf. Ferner ist für diese *Capsicum*-Sippe bezeichnend, daß die Kreuzung grün ♀ × bunt ♂ und ebenso auch die Kreuzung bunt ♀ × grün ♂ nur bunte Sämlinge gibt und daß in F_2 keine Spaltung erfolgt, sondern daß alle F_2-Pflanzen ebenfalls bunt sind.

Über eine vierte ebenfalls nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbte Kategorie von Buntblätterigkeit hat erst kürzlich WINGE wichtige Beobachtungen veröffentlicht. WINGE fand, daß eine buntblätterige als Zierpflanze viel angebaute Sippe von *Humulus japonicus*, dem japanischen Hopfen, ähnlich wie das buntblätterige *Capsicum* IKENOS bei Selbstbefruchtung nur bunte, aber keine rein grüne oder rein weiße Sämlinge gab, daß aber ähnlich wie bei den vorhin genannten bunten Sippen von *Mirabilis* und *Antirrhinum* eine Vererbung nur durch die Mutter erfolgt, also bunt ♀ × grün ♂ gibt bunte weiterhin auch in F_2 konstant bunte Sämlinge, grün ♀ × bunt ♂ gibt grüne, auch in den weiteren Generationen grün bleibende Nachkommenschaft.

Wir kennen weiterhin auch Fälle, die auf den ersten Blick noch verwickeltere Vererbung der Buntblätterigkeit zeigen, die sich aber doch in diese eben genannten Kategorien einordnen lassen. Als ein Beispiel sei eine von CORRENS untersuchte buntblätterige *Arabis* genannt, die er als *Arabis albida leucodermis* bezeichnet. Diese Pflanzen sehen sehr ähnlich aus wie die eben geschilderten Perichinalchimären von Pelargonium, zeigen auch einen analogen Bau. Bei ihnen bestehen aber die beiden äußeren Zellschichten aus Gewebe, das den ganz weißen Teilen einer albomaculatapflanze entspricht und das seine Farbe ebenfalls rein mütterlich vererbt. Außerdem aber ist dieser ganze *Arabis*-Klon heterozygotisch in einem Faktor, dessen Fehlen gelblich-grüne Blattfarbe bedingt. So verwickelt dementsprechend diese bunte Sippe in ihrer Erblichkeit ist, so gehört sie trotzdem hinsichtlich ihrer nichtmendelnden Buntheit wohl in die Gruppe Ib.

[1]) Eigene anderweitig nicht veröffentlichte Versuche.

Man kann diese vier Arten von nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbter Buntblätterigkeit nach zwei Einteilungsgrundsätzen zusammenfassen, einmal danach, ob die Vererbung nur durch die Eizellen oder aber ob sie durch die beiderlei Geschlechtszellen erfolgt und zweitens danach, ob in der Nachkommenschaft einer bunten Pflanze neben bunten immer auch ganz farblose und ganz grüne Sämlinge auftreten oder ob alle Sämlinge bunt sind.

wir haben also:

Ia. Vererbung nur durch die Eizelle, nur bunte Sämlinge *(Humulus)*.

Ib. „ „ „ „ „ bunte, weiße und grüne Sämlinge (*Mirabilis*, *Antirrhinum* u. a).

IIa. Vererbung durch beiderlei Geschlechtszellen, nur bunte Sämlinge *(Capsicum)*.

IIb. Vererbung durch beiderlei Geschlechtszellen, bunte, weiße und grüne Sämlinge *(Pelargonium)*.

Es ist nicht leicht, sich eine theoretische Vorstellung zu machen über die cytologischen Grundlagen des sehr verschiedenen Erbganges der Buntblätterigkeit der vier Kategorien mit mendelnder Buntblätterigkeit.

Eine Hypothese, für die manches spricht, hat in Ausgestaltung von Correns und mir schon früher ausgesprochener Hypothesen Winge aufgestellt, sie sei hier kurz mitgeteilt:

Daß in den Chromatophoren normale grüne Farbe gebildet wird, hängt zunächst ab vom Vorhandensein bestimmter in den Chromomeren lokalisierter „Erbfaktoren". Auf derartigen Erbfaktoren beruhen die sehr zahlreichen heute schon bekannten regelrecht nach den Spaltungsgesetzen vererbten Buntblätterigkeiten.

Die Ausbildung normaler grüner Chromatophoren hat aber ferner auch gewisse außerhalb des Zellkerns, also irgendwo im Cytoplasma lokalisierte idioplasmatische Voraussetzungen.

Wenn man nun die Annahme macht, daß bei einer Gruppe von Pflanzen (zu der z. B. *Antirrhinum* und *Primula sinensis* gehören) Cytoplasma durch die männlichen Sexualzellen nicht übertragen wird, daß dagegen bei einer anderen Gruppe von Pflanzen, zu der *Pelargonium* gehört, Cytoplasma auch durch die männlichen Sexualzellen bei der Befruchtung in die Eizelle gelangt, so ergibt sich die Erklärung für die vorhin unter **1** genannte Gruppierung der Buntblätterigkeiten. Wenn man ferner annimmt, daß die idioplasmatische Grundlage für nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbte Buntblätterigkeit entweder im Protoplasma oder aber in den Chromatophoren zu suchen sein kann, so ergibt sich die Erklärung für die unter **2** genannte Gruppierung: Idioplasmatische Unterschiede, die im Protoplasma lokalisiert sind, werden ohne vegetative Spaltung (d. h. in unserem Fall ohne Ent-

stehung rein grüner oder rein weißer Keimlinge) vererbt (*Humulus, Capsicum*), idioplasmatische Unterschiede, die in den Chromatophoren lokalisiert sind, werden mit einer vegetativen Spaltung (*Mirabilis, Pelargonium*) vererbt.

Ob diese theoretischen Vorstellungen aufrecht gehalten werden können, müssen weitere Versuche zeigen. Die ganze Theorie steht und fällt damit, ob sich zeigt, daß bei ein und derselben Pflanze nicht vielleicht eine Buntblätterigkeit nach Modus I (nur durch die Mutter) und eine andere nach Modus II (durch Eizelle und männliche Geschlechtszelle) vererbt wird. Finden sich z. B. buntblätterige *Pelargonium*-Sippen, die nach dem *Mirabilis*- (Ib) oder *Humulus*-Typ (Ia) vererbt werden, so ist die Theorie falsch.

Immerhin ist aber mit dem Studium der buntblätterigen Pflanzen ein guter Anfang für ein besseres Verständnis derjenigen Vererbungsvorgänge bei Rassenkreuzungen gemacht, bei denen die Spaltungsgesetze nicht gelten.

Außer nichtmendelnden Buntblätterigkeiten, von denen ja allein hier die Rede war, gibt es, das sei zur Vermeidung von Mißverständnissen betont, auch sehr viele mendelnde. Ich kenne z. B. allein bei *Antirrhinum* 8 verschiedene Erbfaktoren, welche teils dominante, teils rezessive Buntblätterigkeit bedingen.

Die zweite Hauptgruppe von nicht nach den Spaltungsgesetzen vererbten Rassenunterschieden, bei welcher das „Nichtspalten" wahrscheinlich darauf beruht, daß der ganze Apparat des Chromomerenaustausches nicht ungestört arbeitet, kennen wir bisher ebenfalls nur in beschränkter Zahl, aber daran, daß solche Fälle vorkommen, besteht kein Zweifel. So finden wir bei Kreuzungen von verschiedenen Rassen einer „Großart" in der Gattung *Veronica* (Ehrenpreis) und ebenso in der Gattung *Curcurbita* (Kürbis) nach den Untersuchungen von E. Lehmann und von O. Drude ganz zweifellos Vererbungsvorgänge, die ganz denen entsprechen, die sonst bei Artkreuzungen so häufig gefunden werden.

Vorlesung XIII

Speziesbastarde. — Pseudogamie

Vererbung nach andern Gesetzmäßigkeiten als den Mendelschen finden wir in großem Umfange bei der Kreuzung von verschiedenen „Arten". Damit soll aber etwa nicht gesagt sein, daß wir bei Speziskreuzungen überhaupt keine Vererbung nach den Spaltungsgesetzen finden.

Es gibt jedenfalls Arten, die bei Kreuzungen zunächst in F_1 eine Kompromißbildung ergeben, und die dann in F_2 in ganz ungemein komplizierter Weise aufspalten. Freilich ist in allen bisher untersuchten Fällen die Spaltung so kompliziert, es liegen so viele Erbfaktoren vor, daß eine vollständige zahlenmäßige Analyse noch nicht möglich war.

In anderen Fällen von Spezieskreuzungen finden wir aber völlig abweichende Vererbungserscheinungen, besonders ein anderes Verhalten der F_2-Generationen, und in einer dritten Kategorie von Fällen entstehen zwar noch F_1-Bastarde, aber diese sind ganz oder teilweise steril, d. h. nicht fortpflanzungsfähig.

Betrachten wir zuerst diejenigen Spezieskreuzungen, bei welchen auch die Artunterschiede im wesentlichen nach den Spaltungsgesetzen vererbt werden.

Wenn man Sippen kreuzt, die etwa 5 Grundunterschiede aufweisen (vergl. den auf Taf. IV dargestellten Fall), dann ist F_2 auch schon sehr bunt zusammengesetzt, aber im Vergleich mit der komplizierten Aufspaltung mancher Artbastarde will das noch gar nichts heißen. Ich habe öfters F_2-Generationen von Artkreuzungen beobachtet, wo es nicht möglich war, unter hunderten von Pflanzen auch nur zwei zu finden, die sicher einander einigermaßen gleich waren, in ein und dieselbe Kategorie gehören konnten. Dabei bleiben die in F_2 auftretenden verschiedenen Typen nicht bloß innerhalb der Grenze der beiden gekreuzten Elternformen, sondern sehr häufig gehen sie weit darüber hinaus.

Betrachten wir einmal eine Spezieskreuzung bei *Antirrhinum*. Es gibt in dieser Gattung morphologisch sehr stark verschiedene Arten, die sich sehr leicht kreuzen lassen und völlig fertile Bastarde geben. Das gilt z. B. für die beiden Arten *A. majus* und *A. molle*. Diese letztere Art ist sehr deutlich von *A. majus* verschieden. Die Pflanze ist stark verzweigt, die Stengel sind niederliegend, fast am Boden hinkriechend, die Blätter sind viel kleiner und rundlicher und Stengel und Blätter sind dicht graufilzig behaart. Die Blüten sind nur etwa $^1/_3$ so groß wie bei *A. majus*. Eine Vorstellung vom Aussehen der beiden Arten mögen die Fig. 92a und 93a und c geben.

Die F_1-Pflanzen sind ausgesprochene Kompromißbildungen zwischen den Eltern (vergl. Fig. 93b und 94). Die reziproken Kreuzungen *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* geben die gleichen Resultate.

Die verschiedenen F_1-Pflanzen sind einander zwar sehr ähnlich, aber nicht völlig gleich, das liegt, soviel ich heute übersehen kann, daran, daß die zu der Kreuzung verwendeten Individuen von *A. molle* nicht in jeder Hinsicht homozygotisch, sondern ziemlich kompliziert

heterozygotisch sind. *A. molle* besteht, wie alle überhaupt untersuchten Pflanzen- oder Tier-„Spezies" aus einer Unmenge kleinster Unterarten[1]), aber da *A. molle* sich immer nur durch Fremdbestäubung fortpflanzt[2]), sind die Unterarten bunt durcheinandergekreuzt. Die morphologischen Unterschiede zwischen diesen Unterarten sind nicht sehr groß, beeinflussen die Stärke der Behaarung, bedingen kleine Unterschiede in der Blütenfarbe, in der Größe der Blätter usw.

Die F_1-Pflanzen der Kreuzung *A. majus* × *A. molle* und *A. molle* × *A. majus* sind völlig fertil und zwar auch mit eigenen Pollen, so wie der *majus*-Elter. F_2 ist in jeder Hinsicht erstaunlich verschiedenartig. Das gilt für Wuchsform, für Blattform, für Behaarung, Blütengröße, Blütenform, ferner auch für physiologische Eigenschaften, wie Selbstfertilität, Brüchigkeit der Stengel usw.

a b

Fig. 92. Habitusbilder von *Antirrhinum majus* (a) und *A. molle* (b).

Einige verschiedene Wuchstypen aus einer solchen F_2-Generation stellt Fig. 95 dar, einige verschiedene Blütenformen Fig. 96 und 97. Besonders die Fig. 96 zeigt deutlich, wie sehr die Formenmannigfaltigkeit

---

[1]) *A. „molle"* und *A. „glutinosum"*, die häufig als verschiedene Spezies bezeichnet werden, sind nur ganz künstlich gegeneinander abgrenzbar.

[2]) Die Spezies ist streng selbststeril. Bestäubung der Narben mit eigenen Pollen gibt nie Fruchtansatz. Wenn man gleichzeitig mit eigenen Pollen und mit Pollen ganz anderer Spezies bestäubt, bekommt man nur Bastarde.

die Grenze der beiden Stammarten überschreitet. Blütenformen wie die in Fig. 96g—m dargestellten kommen weder bei *A. majus* noch

a b c

Fig. 93. Blüten von *A. molle* (a), *A. majus* (c) und von deren Bastard (b). Man beachte: *A. molle* hat einen langen Blütenstiel, *A. majus* einen kurzen, der Bastard einen ungefähr intermediären, und ebenso ist in allen übrigen Merkmalen der Bastard ungefähr intermediär, so in Größe, in Form der Kelchzipfel usw.

bei *A. molle*, ja sogar überhaupt bei keiner anderen *Antirrhinum*-Spezies vor, und wir finden ähnliche Formen nur in ganz anderen *Scrophulariaceen*-**Gattungen.**

Fig. 94. F_1-Bastard zwischen *A. molle* und *A. majus* (Fig. 92).

Die in Fig. 96 und 97 dargestellten verschiedenen Typen von Blütenformen sind längst nicht alle in einer solchen Generation vorkommende, und irgendwie scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Kategorien sind nicht erkennbar. Durchsucht man ein F_1-Beet genau, so ist es leicht, Individuen zu finden mit einer Blütenform, die z. B. ziemlich genau intermediär zwischen Fig. 96k und 96l ist usw.

Je nach der Beschaffenheit der für eine solche Kreuzung verwendeten Rasse von *A. majus* ist natürlich im einzelnen sowohl das Aussehen der F_1-Generation, als vor allem auch die Zusammensetzung der F_2-Generation sehr verschieden. Eine Kreuzung zwischen einer pelorischen Rasse von *A. majus* und *A. molle* ist in den Fig. 98 und 99 dargestellt. Die F_1-Pflanzen haben hier völlig normale Blüten, aber in F_2 mendeln

hier nun neben allen den anderen Unterschieden in der Blütenform auch noch pelorische Blüten heraus, und zwar ziemlich genau die Hälfte aller F_2-Pflanzen hat radiär pelorische Blüten, die untereinander freilich in Größe, Farbe und in Einzelheiten der Form — Länge der Röhre z. B. — sehr ungleich sind. Man kann daraus in bezug auf den Faktor **E**, der normale Blütenform bedingt (vergl. Vorlesung VII), sehen, daß eine irgendwie komplizierte Mendelspaltung erfolgt. *A. molle* hat nach dem Ergebnis dieses Kreuzungsversuches ganz offenbar **EE** in seiner Erbformel.

Fig. 95. Einige herausgegriffene Pflanzen aus F_2 der Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Sehr große Verschiedenheiten in Wuchs, Verzweigung, Blattgröße usw.

Worauf es beruht, daß hier nicht, wie es theoretisch zu erwarten wäre, $^1/_4$ sondern $^1/_2$ aller F_2-Pflanzen pelorische Blüten hat, weiß ich noch nicht. Auch in den Versuchen Lotsys mit dem gleichen Bastard hat sich diese sonderbare Spaltung hinsichtlich der pelorischen Form ergeben. Die gleiche Besonderheit zeigt sich auch, wenn man eine **ee**-Sippe von *A. majus* mit einer anderen wilden Spezies kreuzt, z. B. mit *A. latifolium*, *A. Ibanyezii* u. a.

Wenn man in ähnlicher Weise andere bekannte Faktoren von *A. majus* betrachtet, z. B. den Faktor **A** (der das eosinrot zu fuchsinrot macht), so findet man, daß dieser Faktor in dieser Artkreuzung regelrecht mendelt, und zwar ist offenbar *A. molle* **AA**. Wenn man eine **aa**-*majus*, d. h. eine eosinrote Pflanze mit *A. molle* kreuzt, dann haben die F_1-Pflanzen den fuchsinroten Ton, aber in F_2 spalten wieder

Fig. 96. Einige verschiedene Blütentypen aus F_2 der in Fig. 93 abgebildeten Kreuzung *A. majus* × *A. molle*. Jede Blüte ist von einer anderen Pflanze genommen. (Die Blüten ein und derselben Pflanze sind untereinander gleich.) Man sieht sehr schön, wie Blütenform und Stiellänge unabhängig mendeln. Die Länge des Blütenstiels hängt ferner hier sicher von mehreren Faktoren ab, die voneinander unabhängig sind, es treten kurze (d, e, m) und lange (a), sowie sehr verschieden lange, quasi intermediäre Stiele auf. Eine ungefähre Auszählung eines Beetes ergab, daß sehr kurze und sehr lange Blütenstiele selten vorkommen, mittellange aber viel häufiger. Danach liegen hier die Verhältnisse wohl ähnlich wie bei der S. 146 ff. besprochenen Ohrlänge der Kaninchen.

ungefähr $^1/_4$ eosinrote Pflanzen heraus. Im einzelnen ist freilich die Verteilung der Farbe in den Blumenblättern und die Zeichnung sehr verschieden, homogen gefärbt, picturatum, geadert usw., aber eben wenn wir nun den Farbenton betrachten, dann haben $^1/_4$ der Pflanzen den Ton, der für **aa** charakteristisch ist, also eosinrot, und $^3/_4$ der Pflanzen den für **Aa** und **AA** charakteristischen Ton des fuchsinrot.

Man kann auf diese Weise für eine ganze Reihe von Faktoren, die für *A. majus* schon bekannt sind, feststellen, ob sie in *A. molle* enthalten sind oder nicht. Ich weiß, daß *A. molle* z. B. u. a. sicher **BBDDFFIIEE** in seiner Formel hat.

Interessant ist es, daß auch die Selbstfertilität nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird: *A. majus* ist selbstfertil, *A. molle* ist selbststeril, F_1 ist selbstfertil, und F_2 besteht aus selbstfertilen und selbststerilen Pflanzen ungefähr im Verhältnis **15 : 1**.

Ebenso wie der Artbastard *A. majus* × *A. molle* im wesentlichen aufspaltet, ebenso vererben sich auch die Unterschiede zwischen zahlreichen anderen von mir gekreuzten wilden *Antirrhinum*-Arten, so *A. majus* × *A. latifolium*, *A. majus* × *A. Ibanyezii*, *A. majus* × *A. sempervirens* usw. im wesentlichen nach den Spaltungsgesetzen.

Fig. 97. Blüte einer Geschwisterpflanze von den in Fig. 96 abgebildeten. Sonderbare bartartige Fortsätze an der Unterlippe, die sonst bei keiner *Antirrhinum*-Spezies vorkommen.

Nicht spaltende Unterschiede zwischen den beiden Spezies werden sich wohl auch einige finden, aber eine größere Rolle spielen nicht spaltende Unterschiede nach meiner Erfahrung hier nicht und ebenso wenig auch in vielen anderen Spezies und Gattungen, mit denen ich eigene Erfahrung gesammelt habe, wie *Dianthus* (Nelken), *Aquilegia* (Akelei), *Melandrium* usw. So spaltet ferner wohl der Bastard *Mirabilis Jalapa* × *Mirabilis longiflora*, über den CORRENS experimentiert hat, nach allem, was man heute weiß, vollständig auf. Über sehr hübsche Beobachtungen, die zeigen, daß auch Bastarde zwischen *Lappa officinalis* und *L. tomentosa* (Kletten) sehr verwickelt aufspalten, hat HERIBERT-NILSSON berichtet. Und dem gleichen Autor verdanken wir sehr weit durchgeführte Analysen von Artbastarden in der Gattung *Salix* (Weide), die ebenfalls zeigen, daß hier die Artunterschiede auf nach den Spaltungsgesetzen vererbten Erbfaktoren beruhen.

Man hat zwar bisher in keinem einzigen Falle von solchen Artkreuzungen in F_2 Pflanzen gefunden, die völlig mit dem einen Elter übereinstimmen. Theoretisch ist ja zu erwarten, daß, wenn eine regelrechte Spaltung erfolgt, dann auch wieder neben vielen anderen Kombinationen von Merkmalen diejenigen Kombinationen heraus-

Fig. 98. a Blüte von *A. molle*, b von einer pelorischen (ee) Rasse von *A. majus*, c Bastard zwischen a und b.

mendeln, welche in den P_1-Pflanzen gegeben waren. Aber wenn eine Spaltung mit sehr vielen selbständig mendelnden Erbeinheiten vorliegt, dann ist natürlich die Zahl der in F_2 möglichen Neukombinationen eine ungeheuer große, und nur wenn man mit einem riesigen Material arbeitet, wird man erwarten können, daß auch alle diese möglichen Kombinationen im Versuche gefunden werden. Wenn wir nun annehmen, daß *A. majus* und *A. molle* sich in 20 Faktoren unterscheiden — in

Wirklichkeit kommt ein Vielfaches dieser Zahl in Betracht — so werden in F_2 über eine Million Millionen Kombinationen möglich sein, und nur **eine** davon wäre genau die in dem einen Elter verkörperte! Daß man in F_2-Generationen nach Artkreuzungen die reinen Stammarten nicht wiederfindet, ist demnach durchaus nicht wunderbar. Pflanzen, die dem einen oder dem anderen Elter sehr ähnlich sind, findet man dagegen öfters. Z. B. aus der Kreuzung zwischen

Fig. 99. Einige Blütentypen aus F_2 der in Fig. 87 abgebildeten Kreuzung. Ungefähr ein Viertel aller F_2-Pflanzen hat pelorische Blüten.

einem gelben *A. majus* und *A. molle* habe ich in F_2 Pflanzen bekommen, die ich anstandslos als reines *A. majus* hätte passieren lassen, wenn ich nicht ihre Herkunft gekannt hätte. Wie weit diese Pflanzen aber in F_3 konstant bleiben, ist eine andere, noch nicht entschiedene Frage.

Daß viele Speziesbastarde in F_2 ganz auffällig „inkonstant" sind, daß hier allerhand verschiedene Typen auftreten, welche verschiedenerlei Kombinationen der Merkmale der gekreuzten Arten verkörpern, ist übrigens auch schon früher manchen Botanikern aufgefallen. Ganz interessant sind in dieser Hinsicht heute noch Kreuzungsversuche

zwischen *Linaria vulgaris* und *Linaria purpurea*, die anfangs der 60er Jahre des vergangenen Jahrhunderts der französische Botaniker NAUDIN angestellt hat. NAUDIN ist mit seinen Versuchen der Entdeckung der Spaltungsgesetze sehr nahe gekommen, er hat aber die Gesetzmäßigkeit nur „geahnt", für eine genaue Analyse waren diese Spezieskreuzungen viel zu kompliziert.

Aufspaltende Speziesbastarde von Pflanzen findet man gelegentlich auch in der Natur, so besonders häufig äußerst vielgestaltige Bestände von dem Bastard *Melandrium album* × *Melandrium rubrum*, der in manchen Alpentälern, wo sich die Verbreitungsgebiete der beiden Arten überschneiden, in großer Individuenzahl gefunden wird[1]).

Man findet in der Literatur ungemein häufig die Angabe, daß Kreuzungen zwischen verschiedenen Spezies eine ungefähr intermediäre F_1-Generation geben, die dann in allen späteren Generationen konstant bleibt. Diese Angabe ist aber in ihrer Verallgemeinerung sicher falsch, basiert nur auf ganz ungenügenden Beobachtungen. So soll die Kreuzung zwischen den beiden bei uns einheimischen wilden Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *Dianthus deltoides* nach einer viel zitierten Angabe von GÄRTNER einen intermediären, weiterhin konstanten Bastard geben. Wenn man F_2 in wenigen etwa 30—40 Individuen zieht, dann könnte man vielleicht zu einer derartigen Auffassung kommen, aber in Wirklichkeit erfolgt auch hier eine ganz regelrechte Spaltung.

Fig. 100 zeigt die beiden Stammarten und den F_1-Bastard. F_1 ist hier eine ganz ausgesprochene Kompromißbildung zwischen den beiden P_1-Arten, das zeigt besser als viele Worte ein Blick auf die Figuren. F_2 der Kreuzung besteht nach den Untersuchungen von G. WICHLER aus einer unübersehbaren Anzahl von verschiedenen Kombinationen zwischen den Merkmalen der Eltern. Blütenform, Blütenfarbe, Verzweigungstypus, der Winkel, in dem die Seitenzweige abgehen, Blattlänge, Blattbreite, Behaarung usw., alles spaltet unabhängig und ergibt eine so große Zahl von Neukombinationen, daß man durch Isolation einzelner Typen Dutzende von Arten fabrizieren könnte, wenn man wollte, die ebenso sehr voneinander verschieden sind wie eine ganze Reihe wilder „guter" *Dianthus*-Arten. Einige solche junge F_2-Pflanzen, verglichen mit P_1 und F_1 im gleichen Alter, zeigt Fig. 101. Ein ganzes Beet von F_2-Pflanzen zeigt Fig. 102. Die Blütenumrisse verschiedener F_2-Pflanzen zeigt Fig. 103 und in der Fig. 104 sind die Habitusbilder einiger herausgegriffener F_2-Pflanzen wiedergegeben.

[1]) Z. B. bei Heiligenblut in Kärnthen.

a b

c

Fig. 100. *Dianthus Armeria* (a), *D. deltoides* (b) und der Bastard (c).

Freilich die übergroße Mehrzahl dieser in F_2 zu findenden Kombinationen sieht sehr ähnlich aus wie die F_1-Pflanzen, und wenn man F_2 in geringer Individuenzahl zieht, gewinnt man leicht den Eindruck, als ob F_2 genau so aussähe wie F_1, d. h. als ob hier ein konstanter Bastard vorläge.

Sieht man zu, auf was für Versuchen alle die älteren Angaben über konstante intermediäre Bastarde beruhen, so wird man erkennen, daß heute kaum eine einzige von diesen Angaben noch Beweiskraft hat. Wenn F_2 nicht in sehr großer Individuenzahl — einige 1000 Individuen — gezogen ist, dann ist ein Urteil, daß **keine** Spaltung vorliege, nicht zulässig. Vor allem der Umstand, daß die **Zahl der spaltenden Grundunterschiede** sehr **groß** sein kann auch bei nur **kleinen morphologischen Unterschieden** zwischen den gekreuzten Spezies, kann die Erkennung einer Spaltung fast unmöglich machen.

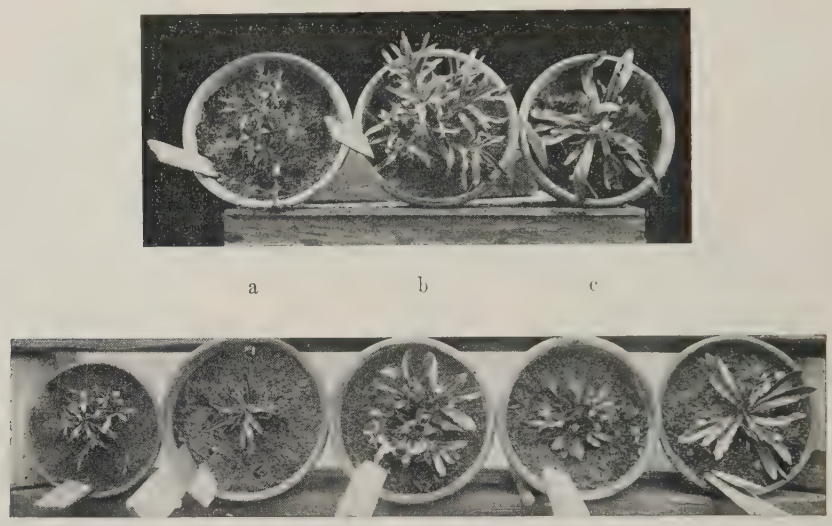


Fig. 101. Obere Reihe: *Dianthus deltoides* (a), *D. Armeria* (c), *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* (b).
Untere Reihe: Verschiedene in F_2 dieser Kreuzung auftretende Typen.

In dieser Hinsicht sind die vorhin schon erwähnten schönen Untersuchungen von HERIBERT-NILSSON besonders lehrreich. Gerade manche von diesen Weidenbastarden haben lange Zeit als besonders sichere Fälle von „konstanten" Artbastarden gegolten. Dabei spielen aber bei vielen Weiden-Artbastarden sogar verhältnismäßig wenig Erbfaktoren mit, so daß auch schon in kleineren F_2-Generationen die Spaltung unverkennbar ist.

Wir müssen deshalb alle Angaben über sofort konstante, d. h. nicht spaltende Speziesbastarde mit der größten Skepsis aufnehmen.

Fig. 102. Freilandbeet mit einer F_2-Generation des Bastardes *Dianthus Armeria* × *D. deltoides*. (Unten in den Töpfen die P_1-Arten zum Vergleich.) (Nach WICHLER.)

Ganz besonders gilt das für die vielen Literaturangaben über angeblich sofort konstante tierische Speziesbastarde. Auch hier kenne ich keinen einzigen auch nur einigermaßen sichergestellten Fall!

Diese Skepsis gegenüber pflanzlichen und tierischen „konstanten“ Artbastarden wird noch berechtigter dadurch, daß einige wirklich nicht spaltende Speziesbastarde in den letzten Jahren eine überraschende Erklärung gefunden haben, quasi Ausnahmen sind, welche die Regel bestätigen. Solche sicher nicht spaltende Speziesbastarde gibt es z. B. in der Gattung *Hieracium* (Habichtskräuter, aus der Familie *Compositae*). Diese *Hieracien* haben nach den Untersuchungen von OSTENFELD, ROSENBERG u. a. zum Teil sehr eigenartige Fortpflanzungsverhältnisse. Manche Spezies bilden zweierlei Arten von Eizellen aus, nämlich normale mit reduzierter Chromosomenzahl, die sich nur entwickeln, wenn sich mit ihnen ein männlicher Kern vereinigt hat, und eine zweite Art

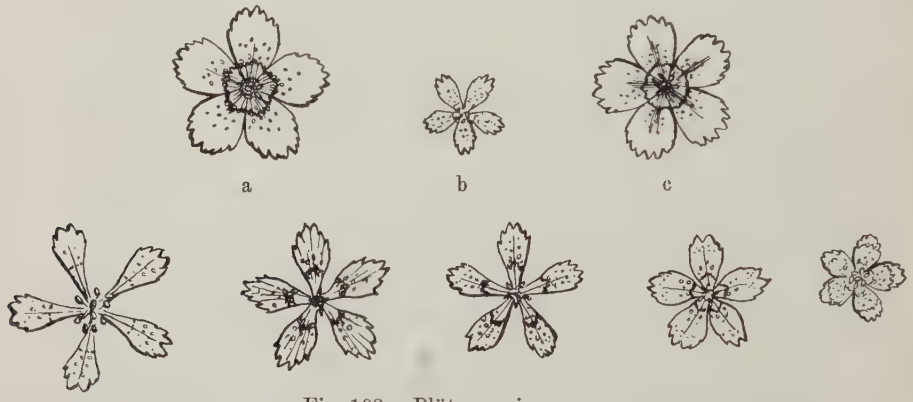


Fig. 103. Blütenumrisse von:
a *Dianthus deltoides*, b *Dianthus Armeria*, c F_1, d—h F_2 (nach WICHLER).

von Eizellen mit nicht reduzierter, diploder Chromosomenzahl, die sich parthenogenetisch, d. h. ohne Befruchtung, ohne Verschmelzung mit einer männlichen Sexualzelle entwickeln.

Diese Verhältnisse haben eigenartige Konsequenzen. Kastriert man bei einer solchen Spezies, z. B. *Hieracium pilosella* alle Blüten eines Blütenköpfchens, d. h. schneidet man vor der Bestäubung alle Antheren und Narben ab, so bekommt man trotzdem Samen, die gut keimen und reines *H. pilosella* ergeben. Bestäubt man aber eine solche Spezies künstlich mit Pollen einer anderen Art, so bekommt man zweierlei Sämlinge, erstens reine *H. pilosella*, die offenbar aus den parthenogenetischen diploden Eiern hervorgegangen sind, und zweitens Bastarde aus den normalen haploden Eiern.

Diese Bastarde sind nun weiterhin völlig konstant. Eine genaue Untersuchung hat aber gezeigt, daß diese Bastarde überhaupt **nur** parthenogenetische, diplode entwicklungsfähige Eizellen entwickeln, sich also ausschließlich nur aus diesen fortpflanzen. Daß

Fig. 104. Einige F_2-Pflanzen aus der Kreuzung *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* (nach WICHLER).

dann keine Mendelspaltung erfolgt, ist nicht wunderbar, da nach allem was wir wissen, die Spaltung bei der Reduktionsteilung vor sich geht. Es liegt bei den *Hieracium*-Bastarden gewissermaßen ein Spezial-

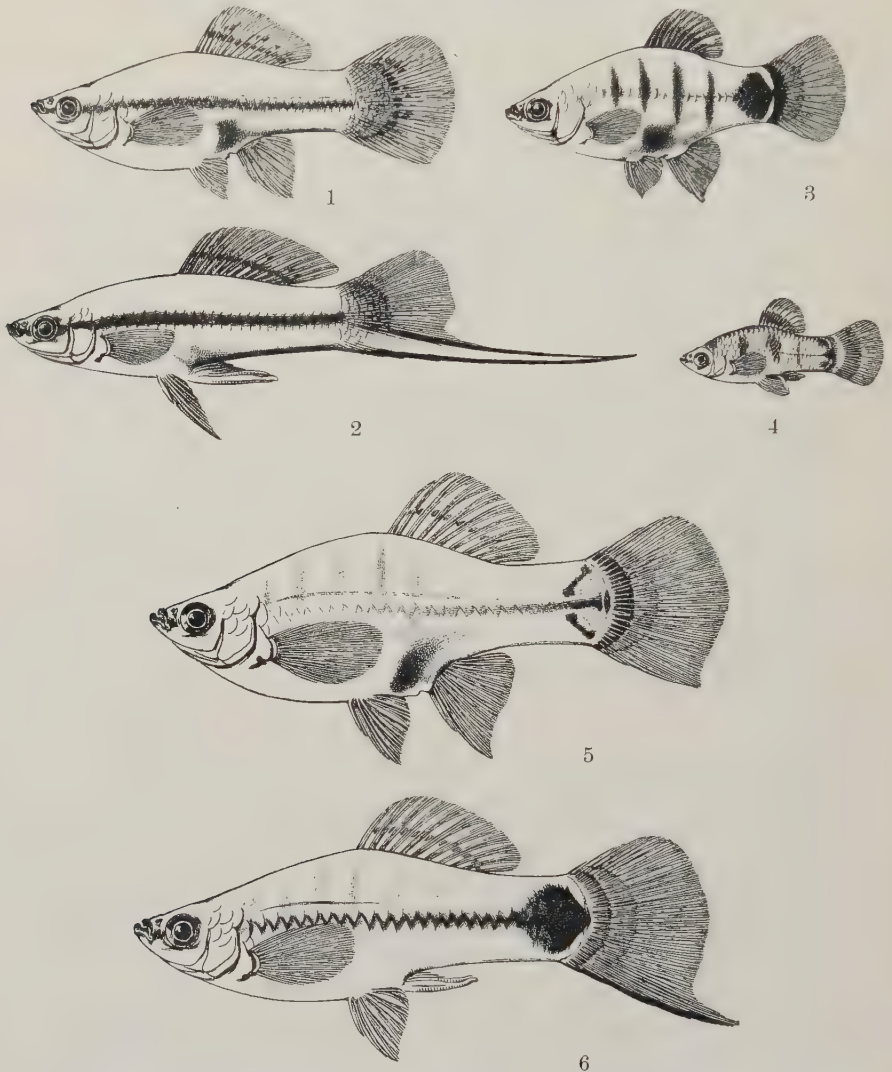


Fig. 105. 1 *Xiphophorus strigatus* ♀, 2 *Xiph. strig.* ♂, 3 *Platypoecilius maculatus* ♀ 4 *Pl. mac.* ♂, 5 F_1 ♀, 6 F_1 ♂ (nach Originalbildern von W. Gerschler).

fall einer vegetativen Vermehrung vor, und bei vegetativen Vermehrungen sind ja alle sonst spaltenden Bastarde konstant. Man kann die kompliziertesten Heterozygoten bei *Antirrhinum, Pelargonium* usw. vegetativ, durch Stecklinge massenhaft vermehren, eine Spaltung erfolgt dabei nie.

Die vorhin genannten beiden *Antirrhinum*-Arten, *A. majus* und *A. molle*, ebenso aber auch *A. majus* und *A. latifolium*, *A. majus* und *A. Ibanyezii*, ferner die Nelkenarten *Dianthus Armeria* und *D. deltoides*, die von HERIBERT-NILSSON untersuchten Weidenarten *(Salix)* und viele

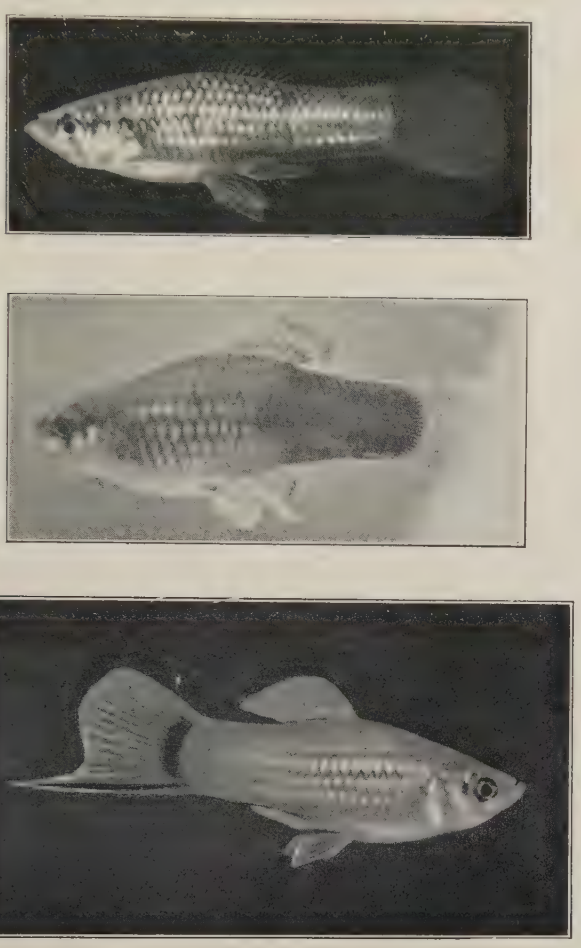


Fig. 106. 3 verschiedene Typen von ♂ aus F_2 der in Fig. 105 abgebildeten Kreuzung (nach GERSCHLER).

mehr oder weniger genau untersuchte andere Artbastarde vererben nach dem eben Gehörten also wohl im wesentlichen ihre Unterschiede nach den Spaltungsgesetzen.

Speziesbastarde aus dem Tierreich, von denen man mit ähnlicher Sicherheit wie von den eben genannten Pflanzenbastarden sagen kann, daß sie höchst wahrscheinlich aufspalten, kennen wir heute erst

in sehr beschränkter Zahl. Das liegt aber nur daran, daß noch sehr wenige Artkreuznngen bei Tieren genügend untersucht sind. Ganz interessant sind in dieser Hinsicht Untersuchungen von GERSCHLER über Artkreuzungen mit Fischen. Die F_1-Bastarde zwischen *Xiphophorus strigatus* und *Platypoecilius maculatus* sind analoge Kompromißbildungen wie die eben geschilderten Pflanzenbastarde (vergl. Fig. 105, 5, 6). Die F_1-Generation der Kreuzung *Platyp.* ♀ × *Xiph.* ♂ war in diesem Versuch nicht uniform, F_1 der reziproken Kreuzung war dagegen nahezu uniform. Ob das daran liegt, daß bei der ersten Kreuzung zwei stärker heterozygotische Tiere verwendet worden sind, ist unentschieden. In F_2 erfolgte eine sehr bunte Spaltung, von der die in Fig. 106 abgebildeten drei F_2-Männchen eine Vorstellung geben mögen.

Ganz offenbar spalten nach den Beobachtungen von DETLEFSEN auch Artbastarde von Meerschweinchen auf. Ganz besonders auffällig scheint nach Beobachtungen von HAGEDOORN die Spaltung bei fertilen Bastarden wilder Hühnerarten *(Gallus)* zu sein. Einigermaßen genügend analysiert ist aber bisher noch kein aufspaltender tierischer Artbastard.

Andere Tier- und Pflanzenarten zeigen aber bei der Kreuzung völlig abweichende, heute noch durchweg unverständliche Vererbungserscheinungen. Das sei an einigen Beispielen gezeigt. Besonders merkwürdige Fälle kennen wir aus der Gattung *Oenothera*, deren Arten H. DE VRIES, DAVIS, ATLINSON, RENNER u. a. in großem Umfang untereinander gekreuzt haben.

Betrachten wir zunächst ein noch verhältnismäßig einfaches Beispiel einer solchen *Oenothera*-Artkreuzung, die Kreuzung von *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata.* Beides sind nordamerikanische Nachtkerzenarten, die aber seit einigen Jahrzehnten bei uns besonders an Eisenbahndämmen wild vorkommen. *Oenothera biennis* bildet hier geradezu Massenbestände.

Die Kreuzung dieser beiden Arten gibt in den beiden reziproken Kreuzungen sehr stark verschiedene Bastarde.

Der Bastard *biennis* × *muricata* ähnelt sehr der *Oe. muricata*, der Bastard *muricata* × *biennis* ähnelt sehr der *Oe. biennis*; diese Bastarde sind also beide stark patroklin, d. h. vaterähnlich.

Beide Bastarde sind weiterhin bei Selbstbefruchtung zwar nicht völlig, aber ziemlich weitgehend konstant. Junge Rosetten der beiden Arten und der beiden reziproken Bastarde sind in Fig. 107—110 nach DAVIS, der diese Kreuzungen ebenfalls gemacht und DE VRIES' Angaben bestätigt hat, wiedergegeben. Das Merkwürdigste ist nun aber das Resultat einer Kreuzung der beiden reziproken Bastarde miteinander.

Man kann auch diese Kreuzungen wieder in zwei reziproken Wegen ausführen und erhält dabei:

(Oe. biennis × Oe. muricata) × (Oe. muricata × biennis) gibt nur Pflanzen, die kaum von reiner ***Oe. biennis*** unterscheidbar sind.

(Oe. muricata × Oe. biennis) × (Oe. biennis × Oe. muricata) gibt nur Pflanzen, die kaum von reiner ***Oe. muricata*** unterscheidbar sind.

Ferner ergeben die Kreuzungen:

(Oe. biennis × Oe. muricata) × Oe. biennis: nur Pflanzen, die kaum von ***Oe. biennis*** unterscheidbar sind.

(Oe. muricata × Oe. biennis) × muricata: Pflanzen, die kaum von ***Oe. muricata*** unterscheidbar sind.

Gaben in dem eben besprochenen Beispiel die beiden reziproken Kreuzungen zwar verschiedene Typen, so waren dort immerhin die Geschwisterpflanzen aus der gleichen Kreuzung nicht voneinander verschieden. Bei andern Artkreuzungen ist aber schon die F_1-Generation nicht einheitlich.

So gibt die Kreuzung *Oenothera biennis × Oe. Lamarckiana* zwei deutlich verschiedene Typen, die DE VRIES als *Oe. laeta* und *Oe. velutina* bezeichnet. Beide Typen erweisen sich weiterhin als konstant. Die reziproke Kreuzung gibt nur einen, von *laeta* und *velutina* verschiedenen Typ: sehr schwächliche und mangelhaft fertile Pflanzen, von denen eine weitere Generation noch nicht gezogen worden ist.

Noch wesentlich verwickelter ist das Ergebnis einer Kreuzung von zwei andern *Oenothera*-Arten, die beide in die nächste Verwandtschaft von *Oenothera biennis* L. gehören: *Oe. nutans* Atkios. et Bartl. und *Oenothera pycnocarpa* Atkins. et Bartl.

Hier gibt zunächst die Kreuzung *nutans × pycnocarpe* in F_1 vier deutlich verschiedene Typen, die von ATKINSON als *nutella, pycnella tortuosa* und *tortuella* bezeichnet werden. Von diesen vier Typen ist *nutella* eine deutliche „Kompromißbildung" zwischen den beiden Ausgangsarten. Alle *nutella*-Pflanzen haben zwar völlig normal ausgebildete Sexualzellen, sind aber sowohl mit eigenen Pollen wie mit dem Pollen von allen andern *nutella*-Pflanzen steril. Sie können aber mit allen möglichen andern *Oenothera*-Arten befruchtet werden, und ebenso ist es möglich, mit ihrem Pollen alle möglichen andern Arten erfolgreich zu bestäuben. Die *pycnella*-, die *tortuosa*- und die *tortuella*-Pflanzen gleichen in einzelnen Eigenschaften nur jeweils dem einen Elter, zeigen in andern Eigenschaften aber doch deutlich Bastardcharakter. Die *pycnella*- und *tortuosa*-Pflanzen erweisen sich weiterhin als völlig konstant und dabei sehr gut fertil, *tortuella* dagegen spaltet in den weiteren Generationen in sehr verwickelter Weise auf, läßt eine Menge von neuen Typen aus sich entstehen.

Fig. 107. *Oenothera muricata* (nach DAVIS).

Fig. 108. *Oenothera biennis* (nach DAVIS).

Fig. 109. *Oenothera muricata* × *biennis* (nach DAVIS).

Fig. 110. *Oenothera biennis* × *muricata* (nach DAVIS).

Die reziproke Kreuzung *pycnocarpa* × *nutans* hat bisher nur drei von den oben genannten Typen, nämlich nur *nutella*, *pycnella* und *tortuella* ergeben. Diese drei Typen stimmen in allem mit den entsprechenden aus der reziproken Kreuzung überein, die *nutella*-Pflanzen aus beiden reziproken Kreuzungen sind miteinander steril.

Die Rückkreuzungen der F_1-Bastarde[1]) mit den Eltern und die Kreuzungen der verschiedenen Bastardtypen untereinander[2]) geben zum Teil wieder die reinen Stammrassen, zum Teil wieder einen oder mehrere von den F_1-Typen.

Wieder anders ist das Ergebnis der Kreuzungen zwischen andern Arten, z. B. *Oenothera strigosa* und *Oenothera Hookeri*. Hier sind die beiden reziproken Bastarde voneinander nicht unterscheidbar und völlig konstant.

Ich will auf weitere Einzeltatsachen nicht eingehen, und nur noch mitteilen, wie man diese ganzen sonderbaren Befunde zu deuten versucht hat. Zunächst hat schon vor einer ganzen Reihe von Jahren DE VRIES die Hypothese aufgestellt, daß bei manchen *Oenothera*-Arten, so bei *Oe. muricata* und *Oe. biennis* Pollenkörner und Eizellen immer erblich völlig verschieden seien, daß also hier jedes Individuum ein Bastard sei, der immer diese Verschiedenheiten zwischen Eizellen und Pollenkörner aufweise. Bei andern Arten wie *Oe. strigosa* und *Oe. Hookeri*, dagegen hätten nach DE VRIES' Annahme Pollenkörner und Eizellen die gleiche erbliche Beschaffenheit.

Diese Theorie ist dann von DE VRIES und selbst vor allem von RENNER weiter ausgebaut worden, und stellt sich heute nach RENNERS letzten Arbeiten etwa folgendermaßen dar: Die *Oenothera*-Arten sind großenteils „permanente Bastarde", wobei „Bastard" im Sinne von „durch Vereinigung zweier verschiedener haploider Idioplasmen entstandener diploider Organismus" gebraucht wird. Am besten kann diese theoretische Vorstellung wohl an der Hand eines Beispieles auseinandergesetzt werden.

Oenothera Lamarckiana ist nach RENNER zusammengesetzt aus zwei verschiedenen haploiden Idioplasmen, die als „*velans*" und „*gaudens*" bezeichnet werden. Zwischen diesen zweierlei Idioplasmen findet im allgemeinen keinerlei Austausch statt, bei der Keimzellbildung entstehen nur wieder reine „*velans*"- und reine „*gaudens*"-Keimzellen. Bei Selbstbefruchtung von *Oe. Lamarckiana* sind zwischen den zweierlei Eizellen und den zweierlei Pollenkörnern vier Kombinationen möglich: 1. *velans* × *velans*, 2. *velans* × *gaudens*, 3. *gaudens* × *velans*, 4. *gau-*

[1]) Mit Ausnahme von *tortuella*, die noch nicht daraufhin untersucht ist.
[2]) Wieder mit Ausnahme von *tortuella*.

dens × *gaudens*. Die Kombinationen 1. und 4. führen aber zu lebensunfähigen Homozygoten d. h. zu **tauben** Samen. Tatsächlich ist bei selbstbefruchteter *Oe. Lamarckiana* und bei Befruchtung verschiedener *Lamarckiana*-Individuen untereinander ungefähr die Hälfte der Samen taub. Die Kombinationen 2. und 4. führen wieder zu dem Dauerbastard *velans* × *gaudens* d. h. geben *Oe. Lamarckiana*.

Oenothera biennis ist nach dieser Theorie ebenfalls ein Dauerbastard zwischen zwei haploiden Idioplasmen, die RENNER als *albicans* und *rubens* bezeichnet. *Oe. biennis* hat dazu noch die Besonderheit, daß sie zwar *albicans*- und *rubens*-Eizellen in ungefähr gleicher Zahl ausbildet, aber nur ***rubens***-Pollenkörner, d. h. die *albicans*-Pollenkörner verkümmern. Auch hier ist wieder die bei der Befruchtung von *biennis* mit *biennis* entstehende homozygote Kombination *rubens* × *rubens* nicht lebensfähig, führt zu tauben Samen.

Oe. muricata ist nach der Theorie ein Dauerbastard zwischen den Idioplasmen *curvans* und *rigens* und hat die Besonderheit, daß alle *curvans*-Pollen „taub" sind und ebenso alle *rigens*-Eizellen.

In ähnlicher Weise werden auch sonst sehr viele *Oenothera*-Arten als Dauerbastarde aufgefaßt und mit dieser Theorie wird versucht, sowohl den ganzen großen Wust von Tatsachen zu erklären, welchen wir hier bei der Kreuzung dieser Arten finden, wie auch die bei diesen *Oenothera*-Arten in eigentümlicher Gesetzmäßigkeit vorkommenden tauben Pollenkörner und tauben Samen usw.

Sehr vieles ist freilich noch ungeklärt, und ich möchte deshalb hier auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern ich habe die paar Tatsachen und die Theorie hier nur mitgeteilt, damit Sie ungefähr eine Vorstellung davon bekommen, wie verwickelt alle diese Erscheinungen sind. Daß viele *Oenothera*-Arten Dauerbastarde in dem eben gehörten Sinne sind, daß hier bei Artkreuzungen die zweierlei zusammengebrachten Idioplasmen völlig anders aufeinander reagieren als wir es von mendelnden Bastarden her gewohnt sind, ist wohl keine Frage. Hier findet weder ein regelmäßiger Chromosomenaustausch noch bei der Reduktionsteilung eine Verteilung der beiderelterlichen Chromosomen auf die Sexualzellen statt. Größere „Idioplasmakomplexe" d. h. entweder Gruppen von Chromosomen oder auch ganze Chromosomensätze und vielleicht auch andere Idioplasma enthaltende Zellbestandteile bleiben dauernd fest zusammen. Ähnliche durchaus nicht mit den MENDELschen Spaltungsgesetzen zusammenstimmende Vererbungserscheinungen finden sich bei Artkreuzungen sehr häufig, wir finden sie auch wohl gelegentlich bei Kreuzungen zwischen „Kleinarten", die manche Systematiker zu einer Art zu rechnen geneigt sind, so z. B. anscheinend bei Kreuzungen der Kleinarten von *Erophila verna* (Rosen), ferner

nach E. Lehmanns Untersuchungen bei Kreuzungen von Kleinarten aus der Gattung *Veronica* (Ehrenpreis) und sehr auffällig nach den Untersuchungen von O. Drude bei den Kürbissen (*Cucurbita*). Während aber für die Erscheinungen bei den *Oenothera*-Bastarden immerhin schon ein gewisses Verständnis angebahnt ist, sind wir davon bei *Cucurbita* noch weit entfernt.

Völlige Klarheit wird über dies alles wohl erst ein Zusammenarbeiten von Cytologie und Experiment bringen.

Daß die meisten Rassenunterschiede auf Verschiedenheiten im Bau und Chemismus homologer Stücke der Chromosomen beruhen, ist heute mindestens sehr wahrscheinlich. Solange die Unterschiede noch so geringfügig sind, daß noch ein regelrechter Chromomerenaustausch möglich ist, erfolgt auch eine Mendelspaltung. Sobald aber, sei es wegen ungleicher Chromosomenzahl, ungleicher Form, ungleichem Bau der Chrosomen usw. eine Konjugation der homologen Chromosomen und damit der Chromomerenaustausch gestört ist, erfolgt eine Vererbung entsprechend dieser Störung in irgend einer andern Weise. Denkbar sind hier zahllose Modalitäten. Erfolgt kein Chromomerenaustausch aber noch eine regelrechte Reduktionsteilung mit Chromosomenverteilung, so werden wir eine Mendelspaltung mit sehr vielen absoluten Koppelungen erwarten müssen. Erfolgt Chromomerenaustausch nur in bestimmten Chromosomenpaaren, in andern nicht, so wird das wieder andere Folgen für den Erbgang haben.

Untersuchungen in dieser Richtung liegen bisher erst sehr wenige vor, aber die Ergebnisse, die Federley bei Schmetterlingsbastarden erhalten hat, zeigen doch schon wie weit ein Zusammenarbeiten von Cytologie und Vererbungsversuch uns hier vorwärts bringen kann.

Federley kreuzte z. B. die beiden Schmetterlinge *Pygaera anachoreta* und *Pygaera curtula*. Die beiden Arten sind stark verschieden und zeigen auch Unterschiede in der Chromosomenzahl: *Anachoreta* hat diploid 60, haploid 30, *curtula* diploid 58, haploid 29 Chromosomen. Die Bastarde sind ungefähr intermediär, d. h. zeigen gemischte Merkmale beider Eltern. Ihre Chromosomenzahl ist 59 (30 + 29). Diese Bastarde sind unter sich sehr wenig fertil, aber durch Rückkreuzung mit den Elternarten lassen sich größere Nachkommenschaften erhalten. Dabei zeigte sich, daß in den so erhaltenen Rückkreuzungsgenerationen hinsichtlich eines Merkmales (Farbe der Warzen auf dem vierten Segment der Raupe) die Bastarde spalteten, daß aber im übrigen die so erhaltenen Rückkreuzungstiere im wesentlichen wie die F_1-Tiere aussahen.

Woher dieser Modus der Vererbung rührt, zeigt die genaue cytologische Untersuchung der Bastarde.

Bei der Bildung der Sexualzellen der Bastarde erfolgt keine Konjugation der Chromosomen und ebenso keine Reduktion, die Sexualzellen enthalten wiederum 59 Chromosomen. Die durch Rückkreuzung entstandenen Tiere aus der Kreuzung *anachoreta* ♀ × (*anachoreta* ♀ × *curtula* ♂), ♂ haben 59 + 30 = 89 Chromosomen, sind also triploide Organismen.

In diesen triploiden Rückkreuzungstieren scheinen nun bei der Reifeteilung die beiden in ihnen enthaltenen *anachoreta*-Chromosomensätze zu konjugieren und eine richtige Reduktion durchzumachen. Die Folge ist, daß die Sexualzellen dieser Rückkreuzungstiere wieder 59 Chromosomen (30 *anachoreta* und 29 *curtula*) genau wie in den F_1-Bastarden enthalten.

Mit diesen cytologischen Befunden stehen, wie wohl nicht näher ausgeführt zu werden braucht, die Ergebnisse der Vererbungsexperimente sehr gut in Übereinstimmung.

Nur auf diesem Wege kombinierter cytologischer und experimenteller Arbeit werden wir langsam zu einem Verständnis der Vererbungsweise bei Artbastarden gelangen können.

Spezieskreuzungen sind, wie allgemein bekannt, überhaupt nur innerhalb gewisser Grenzen möglich. Eine allgemeine Regel dafür aufzustellen, was alles noch miteinander gekreuzt werden kann, ist also nicht möglich.

Spezies, die einander morphologisch sehr ähnlich sind, die also von den Systematikern als „nahe verwandt“ bezeichnet werden, sind meist miteinander kreuzbar.

Spezies, die sich morphologisch fern stehen, etwa in verschiedene Sektionen einer Gattung gerechnet werden, oder gar verschiedenen Gattungen angehören, sind meistens wohl nicht kreuzbar. Fälle von erfolgreichen Kreuzungen zwischen Arten, die zu ganz verschiedenen Familien gestellt werden, kennen wir nur sehr wenige. Von dieser Regel, daß die Stellung im System, d. h. die Verwandschaft im Sinne der Systematiker maßgebend dafür ist, ob eine Kreuzung zwischen zwei Arten erfolgreich ist oder nicht, gibt es nun aber zahlreiche Ausnahmen.

Vor allem kennen wir sehr viele verschiedene Gattungen, welche leicht untereinander gekreuzt werden können. Unter den Pflanzen kennt man bei den Orchideen sehr zahlreiche Gattungs-Bastarde, und unter den Tieren bei den Fasanen, Enten und Hühnern (vergl. Fig. 115 bis 119), umgekehrt wieder gibt es in vielen Gattungen bei Pflanzen und Tieren, Spezies, die zu einer Gattungssektion gerechnet werden

und die dennoch nicht kreuzbar sind. So gelingt zwar die Kreuzung *Raphanus sativus* (Rettich) × *Brassica oleracea* (Kohl) leicht, aber die Kreuzung *Brassica oleracea* × *Brassica Napus* (Kohlrübe) und auch die reziproke Kreuzung Kohl ♀ × Rettich ♂ ist mir trotz sehr vieler Versuche nie gelungen.

Prüft man eine größere Anzahl von Arten einer Gattung daraufhin, ob sie sich untereinander kreuzen lassen oder nicht, dann findet man häufig, daß gewisse Arten, sei es in einem, sei es in beiden Geschlechtern, besonders leicht bastardierungsfähig sind. So sind z. B. die Eier von *Fundulus majalis* (einem südamerikanischen Zahnkarpfen) nur durch das Sperma weniger anderer Arten befruchtbar, dagegen die Eier von *Fundulus heteroclitus* durch das Sperma zahlreicher anderer Arten (Newman).

Spezies-Bastarde finden sich in der Natur nicht gerade häufig, auch nicht zwischen Spezies, die sich künstlich leicht kreuzen lassen. Das hat im einzelnen sehr verschiedene Ursachen, es seien hier nur wenige davon genannt. Bei den Schmetterlingen z. B. finden die Männchen die begattungsbedürftigen Weibchen durch den Geruch, und offenbar sind diese Düfte der Weibchen auch bei nahe verwandten Arten sehr verschieden. Die Männchen der einen Art finden also die Weibchen der anderen Art für gewöhnlich nicht, ja sie werden unter Umständen sogar durch den fremden Geruch direkt abgeschreckt, obwohl, wie der Versuch zeigt, eine Begattung erfolgen kann und auch Nachkommenschaft ergibt. Hübsche Beobachtungen hierüber hat z. B. Standfuss mitgeteilt. Auch bei Säugetieren spielen wohl in ähnlicher Weise ausgelöste instinktive Abneigungen zwischen den Angehörigen zweier Spezies eine große Rolle. Man kann aber künstlich, durch Injektion von Sperma in die weiblichen Genitalien Bastarde zwischen Tieren bekommen, die sich selbst aktiv nicht begatten wollen, z. B. zwischen Maus und Ratte (Iwanoff). Ferner können Unterschiede in der Form der Sexualorgane eine Kopulation unmöglich machen, z. B. bei Käfern. Bei Pflanzen können ungleiche Blütezeit — eine Spezies blüht am Tage, die andere nachts, die eine im April, die andere im Juli — die Ursache sein, daß natürliche Bastarde fast nie gefunden werden.

Behebt man in allen diesen Fällen das erst einmal erkannte Hemmnis künstlich, dann ist es oft garnicht sehr schwierig, doch Bastarde zu erzielen. Im einzelnen wird natürlich der modus procedendi in jedem Falle verschieden sein. Sehr häufig wird sich aber ergeben, daß es auch künstlich auf gar keine Weise möglich ist, Bastarde zwischen zwei Spezies zu erzielen, freilich darf man die Flinte

nie zu früh ins Korn werfen, man hat oft nach vielen vergeblichen Versuchen doch auf einmal noch ganz unerwartet Erfolg. So habe ich zwischen *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum siculum* nur ein einziges Mal einen Bastard erzielen können trotz sehr zahlreicher — etwa 100 — Kreuzungen.

Sehr häufig beobachtet man auch, daß eine Spezieskreuzung nur in der einen von den beiden denkbaren reziproken Weisen gelingt. So ist es leicht, den Bastard *Raphanus sativus* (Rettich) ♀ × *Brassica oleracea* (Kohl) ♂ zu erzeugen, aber die reziproke Kreuzung: *Brassica oleracea* ♀ × *Raph. sativus* ♂ ist mir, wie vorhin schon erwähnt, nie gelungen, trotz sehr vieler Versuche. Ebenso gelingt nach THURET zwar die Kreuzung von *Fucus vesiculosus* (Blasentang) ♀ × *Fucus serratus* leicht, dagegen die reziproke Kreuzung nie. Woran dieser verschiedene Befund in den beiden reziproken Kreuzungen liegt, ist in keinem Falle bekannt.

Welches die Ursachen für die Unmöglichkeit einer Kreuzung trotz aller künstlichen Hilfsmittel sind, wissen wir nicht. Vielleicht sind es häufig Kleinigkeiten, die eine Vereinigung der Sexualzellen verhindern, etwa kleine chemische Verschiedenheiten, die es bedingen, daß die Spermatozoiden nicht in die Eimembranen eindringen können, oder daß die Pollenschläuche den Weg zu den Eizellen nicht finden usw. So gelingt z. B. nach FALKENBERG eine Bastardierung zwischen den beiden sich sehr nahe stehenden Braunalgen-Arten *Cutleria adspersa* und *Cutleria multifida* nicht, obwohl man hier eine Bastardierrng für möglich halten sollte. Setzt man in einen Wassertropfen befruchtungsfähige Eier der einen Art und Spermatozoiden der anderen Art, so schwärmen, wie man unter dem Mikroskop leicht sehen kann, die Spermatozoiden ziellos herum. Sobald man aber in einen solchen Wassertropfen ein Ei von der Spezies bringt, von der auch die Spermatozoiden stammen, schießen sofort alle Spermatozoiden auf dieses Ei los.

In anderen Fällen erfolgt zwar noch eine Vereinigung der beiden verschiedenartigen Sexualzellen, aber der Bastardembryo stirbt schon in einem ganz frühen Entwicklungsstadium ab. Das ist z. B. der Fall bei der Kreuzung von Kröte und Frosch und auch schon bei Kreuzungen verschiedener Froscharten. Die Bastarde *Bufo vulgaris* × *Rana fusca* und *Rana esculenta* × *Rana fusca* sterben regelmäßig auf dem Keimblasenstadium (PFLÜGER, BORN). Ebenso sterben nach G. und P. HERTWIG Bastarde zwischen den Fischgattungen *Crenilabrus* und *Gobius* (Meergrundel) durchweg als Larven, vielfach schon auf dem Blastulastadium. Ein ganz ähnliches Absterben der Bastardembryonen in einem bestimmten Entwicklungsstadium hat BALTZER bei Seeigelbastarden be-

obachtet, bei bestimmten Gattungskreuzungen starb der größte Teil der Embryonen während der Gastrulation ab. Analoge Verhältnisse hat FEDERLEY bei Schmetterlingskreuzungen gefunden, die Embryoentwicklung verläuft zunächst ganz normal, aber in einem ganz bestimmten Stadium gehen fast gleichzeitig alle Bastardembryonen plötzlich zugrunde.

Auch bei Pflanzen hat man solche Fälle gefunden, so sterben z. B. nach meinen eigenen Beobachtungen die Bastarde *Melandrium album* × *Melandrium noctiflorum* als junge Embryonen in den etwa acht Tage alten Samen.

Bastardembryonen, die sich bis zur Samenreife leidlich normal entwickeln, dann aber absterben, bekommt man nach WINGE durch die Bestäubung von *Humulus lupulus* (Hopfen) mit Pollen der kleinen Brennessel *Urtica urens*, weniger gut entwickelte Embryonen bekommt man durch Blütenstaub der großen Brennesssl *Urtica dioica* oder von Hanf *Cannabis sativa*.

Daß dieses Absterben der Bastardembryonen daher rührt, daß die beiden verschiedenen Entwicklungsrichtungen sich nicht vereinigen lassen, daß die beiden verschiedenartigen Idioplasmen sich „nicht vertragen", hat G. HERTWIG durch sehr interessante Versuche gezeigt. Er wiederholte die vorhin genannten PFLÜGERschen Kreuzungsversuche zwischen Kröte und Frosch und fand ebenfalls, daß die ganz jungen Bastardembryonen stets abstarben. Wenn er jedoch das zur Befruchtung benutzte Froschsperma durch Radiumbestrahlung soweit schädigte, daß zwar noch die Befruchtung erfolgte, aber der „radiumkranke" Spermakern bald nach der Befruchtung ausgestoßen wurde, so entwickelten sich Larven, die jetzt allerdings rein mütterlicher Art waren und nur die haploide Chromosomenzahl aufwiesen.

Daß die Bastarde sich nicht über ein gewisses Stadium hinaus entwickeln, kann, wie in den eben besprochenen Fällen, auf die „Unverträglichkeit" der beiden verschiedenen Idioplasmen zurückgeführt werden, in anderen Fällen können aber auch viel weniger tief liegende Ursachen mitspielen. In dieser Hinsicht ist z. B. die Beobachtung von Interesse, daß der Bastard Hausrind ♀ × Bisonstier ♂ nur sehr schwer zu erhalten ist, weil die mit Bastardkälbern trächtigen Kühe zunächst sehr leicht Amnionwassersucht bekommen und weil sie vor allem die Bastardkälber nur sehr schwer gebären können wegen deren stark ausgesprochenen Buckels, für den die Geburtswege der Kuh zu eng sind. Bei der reziproken Kreuzung fällt dieses Geburtshindernis weg (BOYD, GOODNIGHT).

Auch wenn eine Spezies-Kreuzung Erfolg hat, d. h. lebende Nachkommenschaft ergibt, so sind gelegentlich die Bastarde nicht kräftig und voll entwickelt. Das liegt auch wohl daran, daß die heterogenen Merkmale nicht recht harmonisch zusammenpassen. Ich habe aus der Kreuzung

a c b

Fig. 111. *Sorbus aucuparia* (a), *Sorbus aria* (b) und der Bastard *aucuparia* × *aria* (c). a und b Sämlinge aus Selbstbefruchtung der beiden Elternpflanzen des Bastardes. Alle drei Bäume genau gleich alt und stets genau gleich behandelt. (Früchte vom Sommer 1914. Keimlinge 1915, photographiert 1919.)

zwischen manchen *Abutilon*-Arten (Malvaceae), z. B. *Abutilon striatum* und *Abutilon arboreum* sonderbare verkümmerte langsam wachsende Pflanzen mit absonderlich gekrümmten unsymmetrischen Blättern bekommen. Auch die vorhin besprochenen beiden reziproken Bastarde zwischen *Oenothera biennis* und *muricata* sind schwächlicher als die reinen Rassen.

Sehr häufig ist diese Erscheinung aber nicht. Wenn überhaupt lebende Nachkommenschaft aus einer Spezies-Kreuzung hervorgeht, dann sind die Bastarde meist mindestens ebenso kräftige Organismen wie die Eltern, oft sogar sind sie ganz auffällig kräftig und widerstandsfähig gegen allerhand Schädlichkeiten. Das gilt für fertile ebenso gut wie für sterile Bastarde.

Wie sehr oft auch völlig fertile Speziesbastarde die Stammarten an vegetativer Üppigkeit übertreffen, zeigt sehr schön die in Fig. 111 abgebildete Kreuzung zweier *Sorbus*-Arten.

Artbastarde erweisen sich häufig als unfähig zur geschlechtlichen Fortpflanzung, sie produzieren keine normalen Sexualzellen, sie sind ganz oder teilweise steril. Auch wenn die F_1-Individuen aus einer Spezieskreuzung nur teilweise fertil sind, kann trotzdem in der F_2-Generation eine deutliche Spaltung erkennbar sein, irgend welche Gesetzmäßigkeiten der Spaltung haben sich bisher aber noch nicht erkennen lassen.

Die Sterilität bei Spezies-Bastarden ist eine längst bekannte Erscheinung, ich erinnere nur an den wohl immer sterilen Bastard zwischen Pferd und Esel, aber ihre Ursachen sind wenig bekannt. Zunächst besteht zwischen der Sterilität der Bastarde und der systematischen Verwandtschaft der gekreuzten Arten eine deutliche Beziehung. Nächst verwandte, d. h. morphologisch sehr ähnliche Spezies geben im allgemeinen fertile Bastarde, wenig verwandte Spezies dagegen geben teilweise oder ganz sterile Bastarde. Aber auch von dieser Regel gibt es sehr viele Ausnahmen. Die zytologische Untersuchung steriler Bastarde gibt über die Ursachen der Störung bei der Geschlechtszellenbildung keinen Aufschluß. Man findet, daß in den verschiedenen Fällen in ganz verschiedenen Stadien der Entwicklung der Sexualzellen Störungen auftreten. Speziell fällt der Eintritt der Störung durchaus nicht immer mit der Reduktionsteilung zusammen, wie man aus theoretischen Gründen hätte denken können (Tischler). Bei tierischen Bastarden scheint nach den Untersuchungen von Poll eine auffällige Beziehung zu bestehen zwischen systematischer „Verwandtschaft“ und dem Auftreten der Störung in früheren oder späteren Stadien der Entwicklung der Sexualzellen, je ferner sich die Eltern der Bastarde stehen, in desto früheren Stadien der Ovo- und Spermio-Genese setzt die Störung ein. Doch eine Besprechung dieser ja schon rein zytologischen Dinge würde uns hier viel zu weit abseits führen.

Die Sterilität ist häufig in den beiden Geschlechtern ungleich; z. B. ist der Bastard zwischen *Antirrhinum siculum* und *A. majus* im

weiblichen Geschlecht völlig steril, hat aber fertilen Pollen, und man kann mit diesem Pollen *A. majus* befruchten. Dabei zeigt sich, daß der Bastard offenbar kompliziert spaltet. Merkwürdigerweise gelingt es aber nicht, durch den Bastardpollen die andere P_1-Art, *A. siculum*, zu befruchten. Umgekehrt ist nach den schönen Untersuchungen von RIMPAU und besonders von JESENKO der Bastard zwischen Weizen und Roggen (*Triticum sativum* × *Secale cereale*, Fig. 112) im männlichen Geschlecht steril, hat aber wenigstens teilweise funktionsfähige Eizellen. Durch Bestäubung der Bastarde mit Roggen- oder Weizenpollen bekommt man eine — allerdings nicht sehr zahlreiche — Nachkommenschaft. Auch hierbei ist aber in der so gewonnenen F_2-Generation eine Spaltung unverkennbar. Teilweise sind diese Rückkreuzungsprodukte nun in beiden Geschlechtern fertil, nach JESENKOS Untersuchungen um so fertiler, je mehr sie der zur Rückkreuzung verwendeten P_1-Art gleichen. Einige solche F_2-Pflanzen sind in Fig. 113 abgebildet.

Fig. 112.
a Roter galizischer Weizen
b Petkuser Roggen
c Bastard a × b.
(Nach JESENKO.)

Im weiblichen Geschlecht ziemlich gut fertil, im männlichen dagegen völlig steril ist auch der in Fig. 114 abgebildete viel besprochene Bastard von *Triticum sativum* (Weizen) und *Aegilops ovata*. Die beiden Stammarten sind hier morphologisch sehr stark verschieden, und auch cytologisch bestehen,

wie BALLY gezeigt hat, sehr große Verschiedenheiten. Weizen hat haploid 8, *Aegilops ovata* haploid **16** Chromosomen, und auch in

Fig. 113. F_2-Generation des in Fig. 112 abgebildeten Weizen-Roggen-Bastardes, erhalten durch Bestäubung der F_1-Pflanzen mit Pollen von rotem galizischen Weizen.

der Form der Chromosomen sind sehr deutliche Unterschiede vorhanden. Dieser Bastard hat wie gesagt, mindestens zum Teil, fertile Eizellen und kann mit Pollen von *Triticum sativum* (Weizen) be-

fruchtet werden. Die so erhaltene Rückkreuzungsgeneration ist im Gegensatz zu dem vorhin von dem Weizen-Roggen-Bastard gesagten sehr weitgehend einheitlich und noch mehr weizenähnlich als die F_1-Generation. Wie dieser Befund gedeutet werden kann, ist noch nicht bekannt. BALLY konnte aber zeigen, daß die F_1-Bastarde bei der Reduktionsteilung sehr viele Störungen zeigen. Man kann in den Pollen-

Fig. 114. *Triticum vulgare* (links), *Aegilops ovata* (rechts) und ihr Bastard *Aegilops triticoides* in der Mitte (nach BALLY).

mutterzellen der F_1-Bastarde leidlich gut die von dem einen Elter herrührenden *Triticum*-Chromosomen und die von dem andern Elter herrührenden *Aegilops*-Chromosomen unterscheiden. Es zeigt sich auch, daß infolge der gestörten Reduktionsteilung gelegentlich Sexualzellen entstehen können, die nur *Triticum*-Chromosomen enthalten, und vielleicht sind es derartige Eizellen, die dann, durch reinen *Triticum*-Pollen befruchtet, die weizenähnliche, sehr einheitliche Rückkreuzungsgeneration liefern. Damit würde in Einklang stehen, daß diese Generation nun in beiden Geschlechtern fertil und weiterhin auch fast völlig konstant ist.

Daß auch diese Rückkreuzungsbastarde noch einzelne von *Aegilops* stammende Eigenschaften aufweisen, könnte darauf beruhen, daß in

Fig. 115. Bastard zwischen Haushuhn und Fasanenhahn (nach Poll).
Gallus gallus ♀ × *Phasianus colchicus* ♂.

die *Triticum*-Chromosomen hinein einzelne *Aegilops*-Chromomeren auf dem Wege des Austausches gelangt sein können. Wie weit diese

Fig. 116. Bastarde zwischen Pfau und Perlhuhn (nach einer Originalphotographie von Prof. H. Poll).

Vermutungen zutreffen, muß eine genaue cytologische Untersuchung der durch die Rückkreuzung erhaltenen zweiten Bastardgeneration ergeben.

1

2

4 5 6

Sterile Speziesbastarde

1. Nicotiana Tabacum
2. Nicotiana Tabacum × silvestris
3. Nicotiana silvestris
4. Digitalis purpurea
5. Digitalis purpurea × lutea
6. Digitalis lutea

Die Erscheinung, daß Spezies bastarde in den beiden Geschlechtern ungleich fertil sind, finden wir auch im Tierreich. Die Kreuzung des Hausrindes *(Bos taurus)* und des Bison *(Bison americanus)* gibt nach Iwanoff, Boyd und Goodale sterile Stiere und fertile Kühe. Über ähnliche Beobachtungen an Speziesbastarden bei Schmetterlingen hat besonders Standfuss zahlreiche Mitteilungen gemacht. Ferner ist es sehr häufig, daß die Sterilität von Bastarden nur eine teilweise ist, ein Teil der beiderlei Sexualzellen ist funktionsfähig. Man bekommt Nachkommenschaft, aber in beschränkter Anzahl. Woher alle diese Sterilitätserscheinungen rühren, was die Ursachen des besonderen Verhaltens einzelner Bastarde sind, wissen wir, wie gesagt, noch nicht.

Fig. 117. a Ringfasanenhahn *(Phasianus torquatus)*. b Männlicher Bastard zwischen Ringfasanenhenne und Silberfasanenhahn. c Silberfasanenhahn *(Gennaeus nycthemerus)*. (Nach Photographien von Prof. H. Poll.)

Vegetativ sind auch diese sterilen Bastarde häufig ungemein kräftig und üppig, übertreffen oft an Größe die Stammarten ganz beträchtlich, und von irgend welchen sonstigen Störungen oder Mißbildungen ist bei ihnen nicht die Rede. Taf. VI zeigt einige solche völlig sterile Pflanzenbastarde. Vegetativ ganz besonders üppige, dabei sexuell in beiden Geschlechtern völlig sterile Pflanzen sind die Bastarde zwischen Radieschen *(Raphanus sativus)* und Rotkohl *(Brassica oleracea capitata)*, die ich selbst mehrfach hergestellt habe. Auch bei Tieren sind sehr häufig die sterilen Bastarde sehr kräftige gesunde Individuen. Auch Bastarde zwischen sehr weit im System getrennten Tieren, z. B. zwischen Fasan

und Haushuhn oder Pfau und Perlhuhn sind körperlich nicht im geringsten mißbildet (vergl. Fig. 115 und 116). Körperlich völlig normale, kräftige Tiere sind z. B. auch die in Fig. 117—119 abgebildeten sterilen Fasanenbastarde. Vegetativ, durch Stecklinge, Aus-

Fig. 118. a Goldfasanenhahn *(Chrysolophus pictus).* b Männlicher Bastard zwischen Jagdfasanenhenne und Goldfasanenhahn. c Jagdfasanenhahn *(Phasianus colchicus).* (Nach Photographien von Prof. H. Poll.)

Fig. 119. Männlicher Bastard zwischen Goldfasanenhenne und Silberfasanenhahn (vergl. Fig. 118c und 118a). (Nach einer Photographie von Prof. H. Poll.)

läufer usw. lassen sich viele Pflanzenbastarde leicht vermehren und tun es auch vielfach spontan. Dabei scheint es vorzukommen, daß anfänglich sterile Bastarde später doch fertil werden. Einen solchen Fall hat v. Wettstein bei *Sempervivum* beobachtet.

Teilweise Sterilität von Spezies bastarden kann, wie BELLING für Bastarde von verschiedenen *Stizolobium*-Arten (Leguminosen, ähnlich wie Bohnen) gezeigt hat, auch bei verhältnismäßig nahe miteinander verwandten Arten vorkommen, die sich im wesentlichen durch mendelnde Faktoren unterscheiden. So ist z. B. bei dem Bastard *Stizolobium deeringianum* × *Stizolobium niveum* stets ziemlich genau die Hälfte der Pollenkörner und die Hälfte der Samenanlagen „taub", dieser Bastard ist „semisteril". Von den F_2-Pflanzen hat die eine Hälfte ausschließlich völlig fertile Pollenkörner und Samenanlagen, die andere Hälfte dagegen ist wie die F_1-Pflanzen semisteril, d. h. ihre Pollenkörner und Samenanlagen sind zu etwa 50% taub. Alle so herausspaltenden völlig fertilen Pflanzen haben nur fertile Nachkommenschaft, alle „semisterilen" spalten dauernd auf in 50% fertile und 50% semisterile Nachkommen. Diese ganz sonderbare Semisterilität kann nach BELLING durch die Annahme erklärt werden, daß für die Ausbildung von normalen Gameten bei *Stizolobium deeringianum* ein bestimmter Erbfaktor **K** und bei *Stizolobium niveum* ein entsprechender Faktor **L** Voraussetzung sei. Gameten, welche diese beiden Faktoren enthalten, also **KL** sind, gehen nach der BELLINGschen Theorie früh zugrunde. Nach dieser Theorie ist der Bastard *St. deeringianum* × *niveum* **KkLl** und bildet die viererlei Gameten **KL**, **Kl**, **kL**, **kl**, von diesen gehen **KL** und **kl** früh zugrunde, d. h. geben die tauben Pollenkörner und Samenanlagen der F_1-Pflanzen, und aus der Kombination der übrig bleibenden zweierlei Gameten **Kl** und **kL** gehen folgende viererlei Kategorien von F_2-Pflanzen hervor **KKll**, **KkLl**, **KkLl** und **kkLL**. Von diesen sind die beiden Kategorien **KKll** und **kkLL** völlig und weiterhin konstant fertil, dagegen die beiden Kategorien **KkLl** verhalten sich wieder wie die F_1-Pflanzen. Diese Theorie erklärt also den ganzen sonderbaren Befund in befriedigender Weise.

Mit der sonstigen Sterilität der Spezies bastarde hat diese „Semisterilität" nichts zu tun, ist durchaus eine Sache für sich.

Bei der Ausführung von Spezieskreuzungen stößt man gelegentlich auf eine eigenthümliche Art von Parthenogenesis, die als **Pseudogamie** bezeichnet wird. Was man darunter versteht, soll uns ein Versuch von LIDFORSS zeigen. LIDFORSS machte Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Rubus*-Arten (Brombeeren), z. B. wurde *Rubus nemoralis* Aresch. var. *acuminatus* Lindeb. sorgfältig kastriert und dann bestäubt mit Pollen von *Rubus caesius* L.

Das Ergebnis waren 7 Nachkommen, und zwar 3 sicher keine Bastarde, sondern ganz rein und typisch *Rubus nemoralis* var. *acuminatus* und 4 typische Bastarde zwischen den beiden Arten.

Ein derartiges Ergebnis muß zunächst immer den Verdacht erwecken, daß nicht sorgfältig genug kastriert worden war, und daß neben der Fremdbefruchtung auch noch eine ungewollte Selbstbefruchtung stattgefunden hat.

Dieser Verdacht ist aber in den Versuchen von LIDFORSS ganz unbegründet. Er hat zur Kontrolle zahlreiche Blüten nur kastriert und nicht mit Pollen von anderen Arten befruchtet. Keine von diesen Blüten gab einen Fruchtansatz, wohl aber gaben alle kastrierten und weiterhin mit artfremden Pollen bestäubten Blüten reichlich Nachkommenschaft, die immer aus einem Gemisch von Bastarden und von reinen mütterlichen Individuen bestand!

Die Bastarde erwiesen sich auch in F_2 als typische Bastarde, spalteten in eine unübersehbare Zahl von Neukombinationen auf. Die rein mütterlichen Individuen erwiesen sich weiterhin als konstant rein mütterlich.

Es ist nun die Frage, wie sind wohl die rein mütterlichen Individuen zu verstehen, die aus solchen Artkreuzungen hervorgehen? Man wird natürlich in Erinnerung an die Sachlage bei *Hieracium* (S. 260) vermuten, daß auch hier zweierlei Eizellen vorkommen, solche, die sich ohne Befruchtung entwickeln, und solche, die befruchtungsbedürftig sind; die ersteren geben die rein mütterlichen Pflanzen dieser Versuche, die letzteren die Bastarde. Aber die Sache liegt doch anders, denn wie wir gehört haben, geben die kastrierten und nicht bestäubten Blüten überhaupt keinen Samen. Nun wissen wir aber aus anderen Fällen, daß parthenogenetische Entwicklung von pflanzlichen Eizellen durch die Bestäubung der Narbe mit Pollen ausgelöst wird. Es löst also hier der Bestäubungsreiz erst die Parthenogenese aus. Diese Erscheinung, daß scheinbar eine Befruchtung erfolgt, daß aber in Wirklichkeit nur eine durch den Bestäubungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung der Eizellen vorliegt, bezeichnet man als Pseudogamie. Der Name ist von FOCKE vorgeschlagen worden. Vielleicht liegt bei *Rubus nemoralis* und anderen *Rubus*-Arten, die analoge Resultate bei Kreuzungen geben, die Sache so, daß zweierlei Eizellen ebenso wie bei *Hieracium* vorkommen, nämlich normale haploide befruchtungsbedürftige, aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens diploide Eizellen, die sich pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die natürlich auch bei Fremdbestäubung rein mütterliche Nachkommen ergeben. Möglicherweise kommen aber die rein mütterlichen Embryonen auch als Nucellarembryonen oder in irgend einer andern asexuellen Weise zustande. Eine cytologische Untersuchung, die ja die sichere Entscheidung bringen muß, ist bei *Rubus* noch nicht ausgeführt.

Pseudogame Entwicklung der Eizellen scheint nach Pellew und Durham neben rein parthenogenetischer Entwicklung auch bei manchen *Primula*-Arten vorzukommen, so bei *P. verticillata* und *P. floribunda*. Das Eigentümliche auch bei diesen Primeln ist aber, daß daneben auch regelrechte Befruchtung vorkommen kann. So gibt die Kreuzung der beiden Arten zwar im allgemeinen Pflanzen, die völlig der Mutter gleichen, ausnahmsweise aber auch einen sterilen Bastard, der als *Primula Kewensis* bekannt ist. Aus dem sterilen Bastard ist dann — das sei hier gleich mit erwähnt — auf vegetativem Wege eine fertile Pflanze entstanden — als Sproß des Bastardes — welche die tetraploide Chromosomenzahl aufweist. *P. verticillata*, *P. floribunda* und die sterile *P. Kewensis* haben haploid 9, diploid 18 Chromosomen, die fertile *P. Kewensis* dagegen hat haploid 18, diploid 36 Chromosomen. Diese tetraploide *P. Kewensis* zeigt anscheinend ebenfalls vorwiegend pseudogame Entwicklung der Eizellen, und nur vereinzelt scheint auch bei ihr, wie bei *P. verticillata* und *floribunda*, eine richtige Befruchtung vorzukommen.

Wahrscheinlich ist die Erscheinung der Pseudogamie verbreiteter, als man denkt, denn ohne ganz sorgfältige Kreuzungsversuche ist eine Fortpflanzung durch Pseudogamie gar nicht von gewöhnlicher sexueller unterscheidbar. So wird von den Gärtnern vielfach angegeben, daß man bei gewissen Gattungskreuzungen bei den Orchideen ausschließlich mütterliche Pflanzen bekommt. Ein Teil dieser Angaben ist wohl sicher richtig, es gibt eine ganze Anzahl beglaubigter Fälle, z. B. gibt *Zygopetalum Mackayi* nach Hurst rein mütterliche Pflanzen, wenn man es mit Pollen von *Odontoglossum*- oder *Oncidium*-Arten bestäubt, setzt aber ohne Bestäubung keine Samen an.

Entsprechende Fälle von Pseudogamie kommen auch bei Tieren vor. Aber während es sich in den bisher besprochenen pflanzlichen Beispielen um eine durch den Befruchtungsreiz ausgelöste parthenogenetische Entwicklung von Zellen handelt, die — wenigstens sehr wahrscheinlich — schon die diploide Chromosomenzahl haben, handelt es sich bei den jetzt zu besprechenden tierischen Fällen um Parthenogenese von haploiden Eizellen. So konnte z. B. Przibram bei der Gottesanbeterin *Sphodomantis bioculata* künstlich eine „pseudogame" Entwicklung der Eier dadurch auslösen, daß er ihr ein Spermatophor einer anderen Art, *Mantis religiosa*, einführte. Um analoge Erscheinungen handelt es sich wohl auch bei manchen „Bastardierungen" zwischen sehr verschiedenen Tiergattungen, so wohl zweifellos bei der Befruchtung der Eier eines Seeigels *(Echinus)* durch Sperma der Miesmuschel *(Mytilus)*. Seeigeleier, die sich normalerweise erst nach der Verschmelzung mit einem Spermatozoid der gleichen Spezies weiter entwickeln, können

künstlich durch sehr verschiedene Reize, Einwirkung von Salzlösungen usw. zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden und können zu fertig ausgebildeten Tieren heranwachsen. Solche Stoffe, welche eine parthenogenetische Entwicklung der Seeigel anregen, sind offenbar auch im Sperma der Miesmuschel und übrigens wohl auch im Sperma mancher anderen Tiere vorhanden. Ein wirklicher Sexualakt, eine Verschmelzung von Eikern und Spermakern findet bei der Besamung von Seeigeleiern durch Muschelsperma gar nicht statt.

Rein mütterliche „Pseudo-Bastarde" sind bei Seeigeln auch sonst vielfach beobachtet worden, auch bei Kreuzungen von Spezies, die einander ziemlich nahe stehen, so bekam HAGEDOORN aus den beiden reziproken Kreuzungen von zwei Seeigelarten *Strongylocentrotus purpuratus* und *Str. franciscanus* nur rein mütterliche Larven und ebenso aus Kreuzungen von *Strongylocentrotus purpuratus* und *Asterias ochracea*. Auch die Eier von *Strongylocentrotus* können durch verschiedene Reize zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden, ob überhaupt bei diesen „Bastardierungen" ein regelrechter Sexualakt stattfindet, ist ganz unsicher.

Man kennt aber auch Fälle, wo sicher ein Sexualakt stattfindet, wo man mikroskopisch festgestellt hat, daß das Spermatozoid sich mit dem Ei vereinigt, und wo trotzdem Bastarde von rein mütterlichem Charakter entstehen. Die genauere Untersuchung dieser Seeigel-Gattungsbastarde — HERBST, KUPELWIESER, BALTZER, GODLEWSKI, SHEARER, DE MORGAN and FUCHS, DONCASTER and GRAY u. a. — haben aber ergeben, daß hier in manchen Fällen der Spermakern überhaupt nicht an der Entwicklung des Bastardembryos beteiligt ist, sondern sehr früh eliminiert wird. In anderen Fällen wird ein Teil des Spermakerns eliminiert, es entstehen also Gebilde, die entweder überhaupt nur oder doch vorwiegend mütterliches Idioplasma erhalten.

BALTZER z. B. konnte feststellen, daß bei der Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ ein regelrechter Sexualakt stattfindet, der männliche Zellkern wird nicht eliminiert und die so erhaltenen Bastardembryonen sind ausgesprochene Mittelbildungen zwischen den beiden P_1-Arten. In der reziproken Kreuzung, die nur sehr viel schwieriger gelingt, werden dagegen die Spermakerne eliminiert und dementsprechend entstehen rein mütterliche Larven.

Von großem Interesse sind auch die Experimente von HERBST. HERBST gab Eiern von einem Seeigel *Sphaerechinus*, durch Behandlung mit einem chemischen Agens (Valeriansäure z. B.) einen „Anstoß" zür parthenogenetischen Entwicklung, und befruchtete noch nachträglich diese Eier dann mit Spermatozoiden von einer anderen Gattung, *Strongylocentrotus*. Es findet auch noch eine wirkliche Befuchtung statt, aber da der Eikern zur Zeit des Eintrittes des Spermakerns ins Ei schon in

den ersten Stadien der Teilung begriffen ist, verläuft die Verschmelzung der beiden Kerne nicht regelrecht, sondern es entstehen allerhand Störungen. Es kann z. B. vorkommen, daß der Spermakern nur mit dem einen Tochterkern des schon geteilten Eikerns verschmilzt, es ergeben sich dadurch Larven, die in der einen Hälfte ihrer Zellen — den aus der unbefruchteten Eihälfte hervorgegangenen — mütterliche Kerne und rein mütterliche Eigenschaften haben, in der anderen Hälfte aber — die aus der befruchteten Eihälfte hervorgegangen ist — Bastardnatur haben. In dieser oder jener Weise spielt wohl eine ganz oder teilweise parthenogenetische Entwicklung der Eier immer mit, wenn wir irgendwo rein mütterliche Bastarde bekommen.

Alle diese Seeigel-Bastarde sind bisher leider nicht über F_1 hinausgezogen worden, meist wurden sogar nur die Jugendstadien der F_1-Tiere erhalten. Es ist zu erwarten, daß, wenn einmal ein solcher durch mehr oder weniger maskierte Pseudogamie entstandener rein mütterlicher „Bastard" bis F_2 gezogen wird, diese F_2-Generation rein von der Art der Mutter des Bastardes sein wird.

Wie KOEHLER wahrscheinlich gemacht hat, hängt das Aussehen der Bastardlarven dieser Seeigel auch bei ganz regelrecht erfolgter Befruchtung sehr stark von dem relativen Alter bezw. Reifezustand der verwendeten Eier und Spermatozoiden ab. Es liegen also hier sehr verwickelte Verhältnisse vor, die uns zur größten Vorsicht bei Schlußfolgerungen zwingen.

Auf in gewisser Hinsicht ähnlichen Vorgängen beruht nach den Untersuchungen von A. ERNST vielleicht die Entstehung parthenogenetischer Sippen bei *Chara crinita* (Armleuchter-Algen). Von *Chara crinita* gibt es zunächst Rassen, die in ihren Zellen[1]) die Chromosomenzahl 12 haben. Diese Rassen zeigen eine regelrechte Befruchtung mit Reduktionsteilung schon vor der Keimung der Früchtchen. Außerdem gibt es aber rein weibliche, sich stets parthenogenetisch fortpflanzende Rassen mit der doppelten Chromosomenzahl (24) in den Zellen des Haplonten. A. ERNST macht es wahrscheinlich, daß diese diploiden Pflanzen ursprünglich entstanden seien durch Befruchtung eines normalen, d. h. befruchtungsbedürftigen *crinita*-Weibchens durch Sperma einer anderen ebenfalls 12-chromosomigen Art. Da äußerlich die diploiden parthenogenetischen *crinita*-Pflanzen nicht von den haploiden unterscheidbar sind, müßte, wenn die Deutung von A. ERNST zutrifft, der väterliche Kernanteil formativ völlig wirkungslos sein, aber durch alle

[1]) Die *Chara*-Pflanze ist der Haplont.

weitere Generationen bei der parthenogenetischen Vermehrung des Bastardes mitgeschleppt werden. Ob diese ganze Annahme zutrifft, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Um ähnliche Vorgänge handelt es sich wohl auch in einigen Beispielen von Artkreuzungen, wo die Bastarde zwar äußerlich ganz oder fast ganz der Mutter gleichen, aber durch ihre Sterilität und andere Eigenschaften ihre Bastardnatur bekunden. Solche rein mütterliche Bastarde hat MILLARDET z. B. in der Gattung *Fragaria* gefunden. Hier fand er auch als Gegenstück den Fall, daß Bastarde ganz dem Vater gleichen. So ist z. B. der Bastard *Fragaria virginiana* × *Fr. elatior*, den außer MILLARDET auch SOLMS-LAUBACH hergestellt hat, kaum von *Fragaria elatior* zu unterscheiden, ist aber fast ganz steril. Wie diese Fälle von stark Vater- oder Mutter-ähnlichen Art-Bastarden, die man als „Monolepsis“ [1]) bezeichnet hat, zu deuten sind, ist unbekannt, eine neuere gründliche Untersuchung wäre sehr notwendig.

Vorlesung XIV

Pfropfbastarde. — Xenien.

Alle Bastarde, von denen wir bisher gesprochen haben, entstehen ausschließlich durch die Vereinigung zweier Sexualzellen. Es wird Sie vielleicht wundern, daß ich überhaupt darauf hinweise. Aber so ganz selbstverständlich ist es durchaus nicht, daß nicht auch noch auf andere Weise Bastarde zwischen zwei Spezies oder Rassen entstehen könnten. Es gibt über diese Frage eine sehr große Literatur, und völlig entschieden ist der Sreit heute noch nicht, ob nicht auch durch Vereinigung zweier vegetativer Zellen Bastarde entstehen können, und ob nicht auch etwa auf dem Wege der Pfropfung Merkmale einer Art auf eine andere Art übertragbar sind. Angaben über vegetative Merkmalsübertragungen durch Pfropfung und über die Entstehung von Bastarden aus Pfropfungen finden sich in der Literatur in Menge.

Man hat unter der Bezeichnung Pfropfbastardierung dreierlei ganz verschiedene Dinge zusammengeworfen, zunächst die Erscheinung, daß aus der Verwachsungszone von zwei Pfropflingen Adventivsprosse hervorgingen, die sich in mancher Hinsicht wie Bastarde zwischen den beiden zusammengepfropften Arten verhielten. Das bekannteste Beispiel dieser Art ist der *Cytisus Adami*. Diese Pfropfbastarde wollen wir weiterhin als „Pfropfbastarde im engeren Sinne“ bezeichnen.

[1]) Der Ausdruck Monolepsis wird in der englischen Literatur auch für Pseudogamie gebraucht.

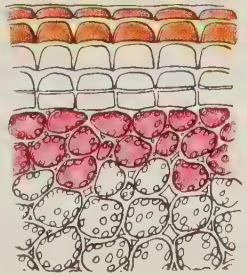
2 b

2

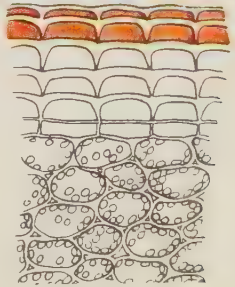
3

1

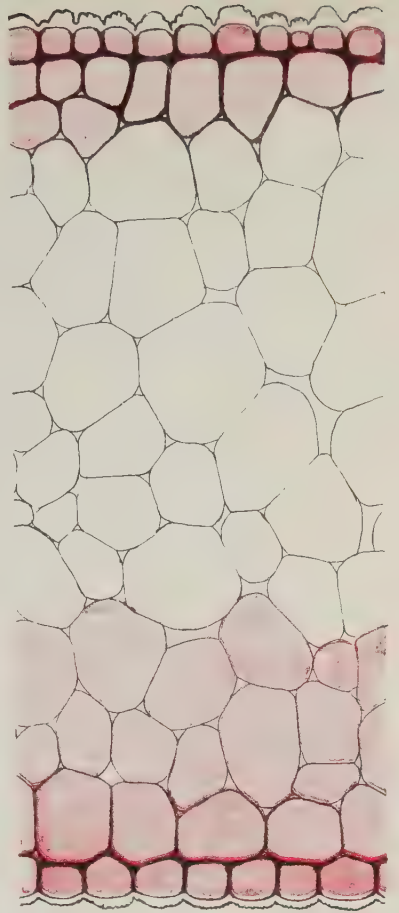
1 a



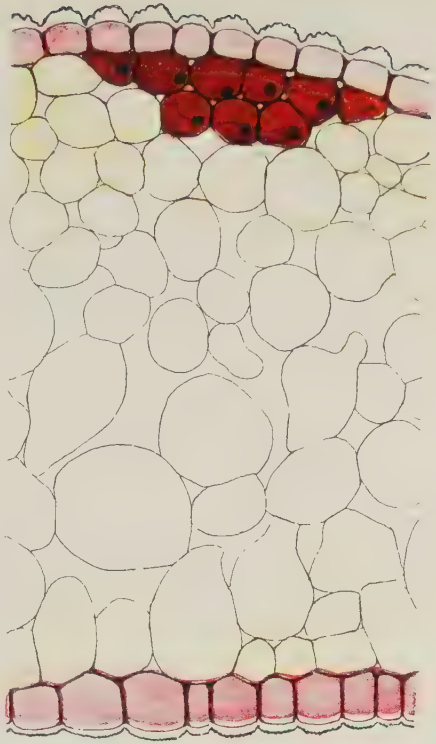
2 a



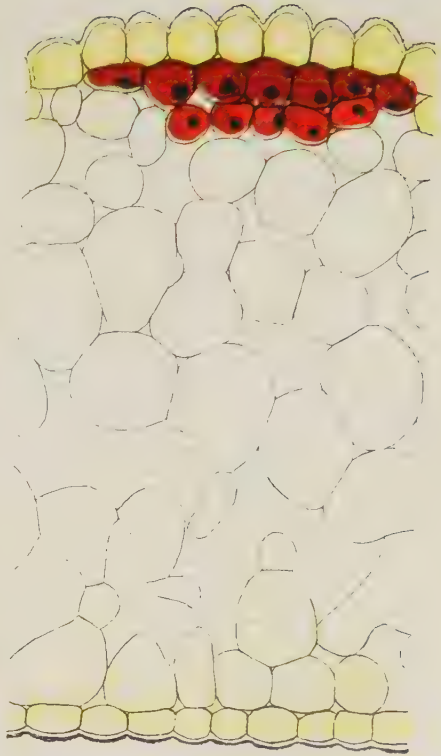
3 a



1



2



3

Anatomie des Cytisus Adami (nach J. Buder)

1 Cytisus purpureus 2 Cytisus Adami 3 Laburnum vulgare

Zweitens gebrauchte man den unklaren Terminus „vegetative Bastardierung" auch für die oft sehr ausgesprochene formative Beeinflussung, die vielfach zwei zusammengepfropfte Pflanzen aufeinander ausüben. Heute ist man sich aber wohl ganz allgemein klar darüber, daß diese formative Beeinflussung im Grunde genommen nur eine be-

Fig. 120. *Laburnum vulgare* (a), *Cytisus purpureus* (c) und *Laburnum Adami* (b). *Laburnum vulgare* hat gelbe, *Cytisus purpureus* rote Blüten. *Laburnum Adami* hat schmutzigrote Blütenfarbe.

stimmte Art von Ernährungsmodifikationen ist, die mit Bastardierung nichts zu tun hat, und die in keiner Weise etwa den modifizierten Pfropfling in seinen erblichen Eigenschaften ändert.

Eine dritte Gruppe von Erscheinungen, die man hierhergezogen hat, ist die Übertragung von einer bestimmten Kategorie von Buntblätterigkeit, die man jetzt meist als infektiöse Chlorose bezeichnet.

Mit diesen drei Gruppen von Erscheinungen wollen wir uns heute beschäftigen.

1. Die Pfropfbastarde im engeren Sinne.

Der älteste, viel untersuchte derartige Pfropfbastard ist *Cytisus Adami*. Er entstand im Jahre 1829. Ein Gärtner ADAM transplantierte Knospen von *Cytisus purpureus* (Fig. 120c) auf Stämmchen von *Laburnum vulgare* (Goldregen) (Fig. 120a). Diese Operation wird oft vorgenommen, weil *Cytisus purpureus* selbst keinen Stamm bildet, immer nur ein niedriger Strauch bleibt. Er wächst aber auf Stämmchen von Goldregen, transplantiert sehr gut, fast besser, als auf eigenen Wurzeln. Man kann also leicht auf diese Weise „Hochstämme" von *Cytisus purpureus* machen.

Fig. 121. Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii*, an dem ein reiner *Crataegus*-Zweig entstanden ist.

Eines von diesen transplantierten *purpureus*-Augen ADAMS wuchs nun aber nicht, wie es sonst immer geschah und seitdem in tausend Fällen immer wieder geschehen ist, zu einem *purpureus*-Zweig aus, sondern ergab einen Zweig, der aussah, wie man es von einem Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* erwarten mußte. (Fig. 120b und Taf. VIII Fig. 2.) Dieser offenbar vegetativ entstandene „Bastard" wurde durch Pfropfen und Okulieren massenhaft vermehrt, und der „*Laburnum Adami*" fehlt heute in keinem Botanischen Garten. Er hat nun noch eine sonderbare Eigenschaft, er spaltet ziemlich häufig vegetativ in seine Stammpflanzen auf, d. h. es entstehen auf ihm Zweige, die rein *Lab. vulgare*, und Zweige, die rein *Cyt. purpureus* sind. Diese Spaltung kann auch innerhalb eines Blattes oder einer Blüte erfolgen, es kann z. B. eine Blüte halb Goldregen, *Laburnum vulgare*, halb *Cytisus Adami* sein usw.

Die Blüten des *Cyt. Adami* sind fast ausnahmslos steril. Nur einige wenige Samen sind bisher aus *Adami*-Blüten erhalten worden, und diese haben alle reine *Laburnum vulgare*-Keimlinge ergeben.

Weitere Pfropfbastarde, die diesem *Cytisus Adami* ganz analog sind, gibt es zwischen Mispel und Weißdorn, *Mespilus germanica* und *Crataegus monogyna*. Die Entstehungsweise ist hier nicht genau bekannt, aber in ihrem ganzen Verhalten sind diese, *Crataegomespilus Dardari* und *Crataegomespilus Asnieresii* genannten Pfropfbastarde völlig analog dem *Cyt. Adami*. *Crataegomespilus Asnieresii* ist mit seinen Eltern auf Taf. IX abgebildet.

Fig. 121 stellt einen Zweig von *Crataegomespilus Asnieresii* dar, an welchem gerade ein reiner *Crataegus*-Sproß entstanden ist.

Fig. 122. Pflanze von *Solanum lycopersicum* (Tomate), auf welche ein Zweig von *S. Melongena* (Eierfrucht) gepfropft ist. *S. lycopersicum* ist kenntlich an den Fiederblättern, während *S. Melongena* ungeteilte Blätter hat.
(Nach einer Versuchspflanze von W. HEUER.)

Man hat lange gezweifelt, daß diese Pfropfbastarde, speziell der *Cytisus Adami* wirkliche **Pfropf**bastarde seien. Man hat geglaubt, daß der Gärtner ADAM vielleicht unbewußt kein reines *purpureus*-Auge transplantiert hat, sondern ein Auge von einem gewöhnlichen sexuellen Bastard zwischen *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus*. Aber dieser Einwand ist unbegründet, weil es sexuelle Bastarde zwischen diesen beiden Spezies gar nicht gibt. Die beiden Arten haben trotz zahlloser Versuche sich nie sexuell kreuzen lassen. Alle Zweifel an der Möglichkeit, daß auf vegetativem Wege solche merkwürdigen

bastardähnlichen Organismen wie der *Cytisus Adami* entstehen können, sind vor einigen Jahren durch WINKLER beseitigt worden. Es gelang ihm nämlich mit ganz anderen Pflanzen, der Tomate, *Solanum lycopersicum*, und dem Nachtschatten, *S. nigrum*, auf vegetativem Wege als Adventivsprosse aus Pfropfstellen Pflanzen zu erzeugen, die in jeder Hinsicht dem *Cytisus Adami* und den *Crataegomespili* entsprechen. WINKLERS Versuchsanordnung war folgende: Es wurden auf Tomatenpflanzen Reiser von Nachtschatten gepfropft (so wie in Fig. 122). Nachdem die Verwachsung erfolgt war, wurde quer durch die Pfropfstelle hindurchgeschnitten und es entstand auf der Wundfläche eine Gewebewucherung, und aus diesem Wundgewebe — Callus — differenzierten sich neue Vegetationspunkte (Fig. 123). Die große Mehrzahl der aus diesen Vegetationspunkten entstehenden Sprosse war rein einelterlich, d. h. entweder

Fig. 123. Adventivsprosse aus der quer durch die Verwachsungszone einer Pfropfstelle geführten Schnittfläche. (Versuchspflanze von W. HEUER.)

a b c

Fig. 124. Blätter von: a *S. lycopersicum* (Tomate); c *S. nigrum* (Nachtschatten); b einem Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten, *S. Koelreuterianum*. (Versuchspflanzen von W. HEUER.)

rein Tomate oder rein Nachtschatten, je nachdem, ob sie aus Tomaten- oder aus Nachtschatten-Gewebe hervorgegangen waren. In einigen Fällen erhielt WINKLER aber auch Sprosse, die gerade auf der Verwachsungsstelle aufsaßen, und die eigentümliche Doppelwesen waren, auf der einen Seite Tomate, auf der anderen Seite Nachtschatten. Diese Sprosse hatten offenbar einen Vegetationspunkt, der auf der einen Seite aus Zellen von *Solanum lycopersicum*, auf der anderen Seite aus Zellen von *S. nigrum* besteht. Sie sind ganz analog den Gebilden, die wir in Vorlesung XII schon bei den Pelargonien kennen gelernt haben. Für diese Pflanzen mit einem aus zweierlei verschiedenartigen Zellen zusammengesetzten Vegetationspunkt hat WINKLER den heute allgemein angenommenen Terminus Chimären vorgeschlagen.

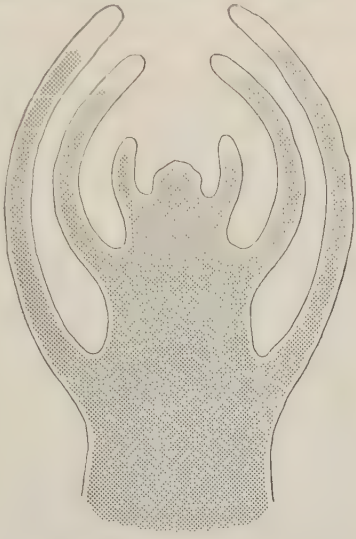


Fig. 125. Schematischer Längsschnitt durch eine Periklinalchimäre von *Pelargonium*, die aus zwei weißen Zellschichten außen und im übrigen grünen Zellschichten innen besteht. (Grünes Gewebe punktiert.)

Außer solchen Chimären bekam WINKLER auch mehrfach Sprosse, die ganz ausgesprochene Zwischenformen zwischen Tomate und Nachtschatten darstellen. Im ganzen traten fünf verschiedene Formen auf, die alle eigenartige, im einzelnen verschiedene Kombinationen der Eigenschaften der Stammkarten aufwiesen (Fig. 124). Der erste derartige experimentell erzeugte Pfropfbastard wurde von WINKLER als *S. tubingense*, die späteren als *S. Koelreuterianum*, *S. Gaertnerianum* usw. beschrieben.

a b

Fig. 126. a Schnitt durch den Vegetationskegel einer Periklinalchimäre von *Pelargonium zonale* mit zwei weißen Zellschichten außen. b Schnitt durch den Rand eines jungen Blattes der gleichen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.)

Die alte Streitfrage, ob auf dem Wege der Pfropfung bastardähnliche Mittelbildungen zwischen den gepfropften Spezies entstehen können, war durch diese Versuche WINKLERS im bejahenden Sinne entschieden.

Unentschieden war aber noch immer die Frage, wie diese Pfropfbastarde zustande kommen. Am nächsten lag der Gedanke, daß zwei benachbarte vegetative Zellen miteinander verschmelzen und so eine „Bastardzelle" erzeugen, aus der dann weiterhin der Pfropfbastard hervorgehe. Diese Vermutung ist nicht richtig.

a b

Fig. 127. Blätter von Periklinalchimären von *Pelargonium zonale*, von einer Pflanze mit zwei weißen peripheren Zellschichten, b von einer Pflanze mit einer weißen peripheren Zellschicht.

Den Schlüssel zum Verständnis der Pfropfbastarde haben ziemlich genau gleichzeitig mit der Erzeugung der neuen Pfropfbastarde durch WINKLER im Sommer 1909 meine in Vorl. XII besprochenen *Pelargonium*-Chimären geliefert. Wir hatten gehört, daß bei *Pelargonium* Chimären zwischen einer weißen und einer grünen Sippe vorkommen. Wenn man solche Chimären mit sektorial geteiltem Vegetationspunkte, „Sektorialchimären", längere Zeit beobachtet, dann findet man, daß gelegentlich auf der Grenze zwischen der grünen und weißen Komponente Blätter und weiterhin Sprosse entstehen, die gebaut sind, wie in Fig. 125 und 126 schematisch dargestellt ist. Es sind ebenfalls Chimären, aber Chimären, bei denen der Vegetationskegel **periklinal** geteilt ist, wo z. B., wie in Fig. 126 abgebildet, die zwei pheripersten Zellagen weiß, alle anderen aber grün sind. In natura sieht ein Blatt einer solchen außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre aus wie Fig. 127a. Im Schnitt ist ein solches Blatt in Fig. 128 und 129 abgebildet.

Wie diese Periklinalchimären entstehen, ist leicht verständlich, wenn man sich einen Querschnitt durch den Stengel einer Sektorialchimäre betrachtet. Man findet nämlich, daß sehr oft die Grenze zwischen dem grünen und weißen Gewebe nicht radiär nach innen verläuft, wie in Fig. 130a, sondern daß z. B. eine oder zwei Schichten

weißes Gewebe ein Stück weit das grüne Gewebe überlagern so wie in Fig. 130b. Und man kann ferner feststellen, daß überall, wo an einer solchen Stelle, an der weißes Gewebe das grüne über-

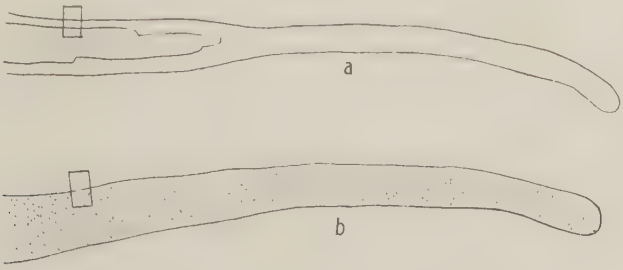


Fig. 128. Schnitte durch den Blattrand: a einer Periklinalchimäre mit zwei peripheren weißen Zellschichten, b einer ganz grünen Pflanze. (Grünes Gewebe punktiert.) Die in den Figuren eingezeichneten kleinen Rechtecke sind in Fig. 129 noch einmal bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

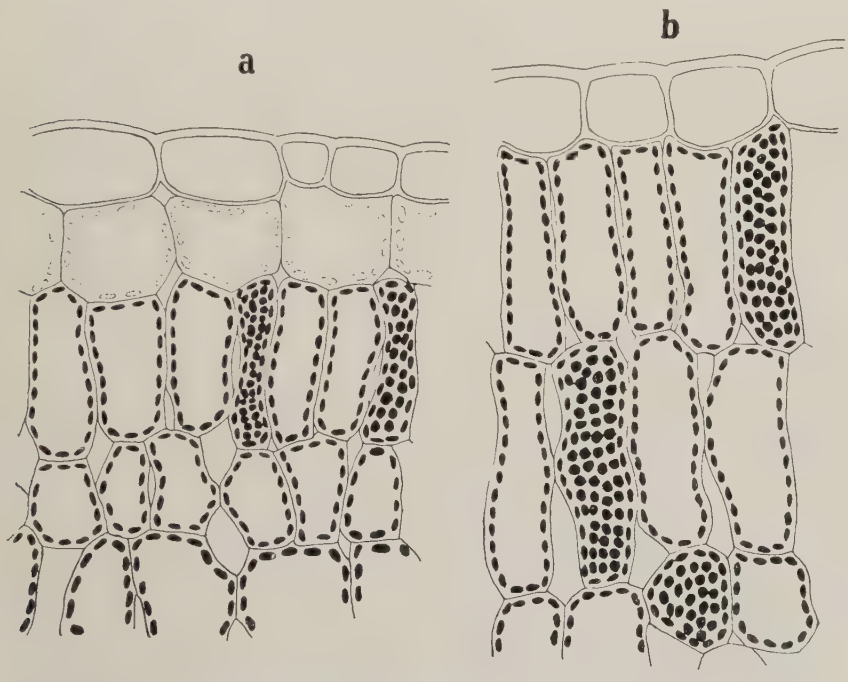


Fig. 129. Die kleinen Rechtecke aus Fig. 128 bei stärkerer Vergrößerung. (Farblose Chromatophoren punktiert, grüne schwarz gezeichnet.)

lagert, ein Blatt inseriert (Fig. 131) ist, dieses Blatt aussieht wie das in Fig. 127a. Seitenvegetationspunkt, die gerade auf einer solchen Grenze entstehen, sind periklinal geteilte, wie in Fig. 126a abgebildet ist.

Ich kenne mehrere verschiedene Periklinalchimären, u. a. eine, bei der nur die alleräußerste Zellage der weißen, alles andere aber der grünen Sippe angehört. Ein Blatt einer solchen Pflanze ist in Fig. 127b abgebildet. Wir haben hier also verbo tenus eine grüne *Pelargonium*-Pflanze, welche in der — ihr hier deutlich zu engen — Haut einer weißen steckt. Ich besaß ferner eine Periklinalchimäre, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige weiß, ferner eine, welche außen zwei Zellschichten grün, dann alles übrige bis auf einen grünen Strang im Plerom weiß hat, und endlich eine vierte, bei welcher nur die Epidermis grün ist — man kann das nur mikroskopisch an den Schließzellen der Spaltöffnungen feststellen — während alles andere weiß ist.

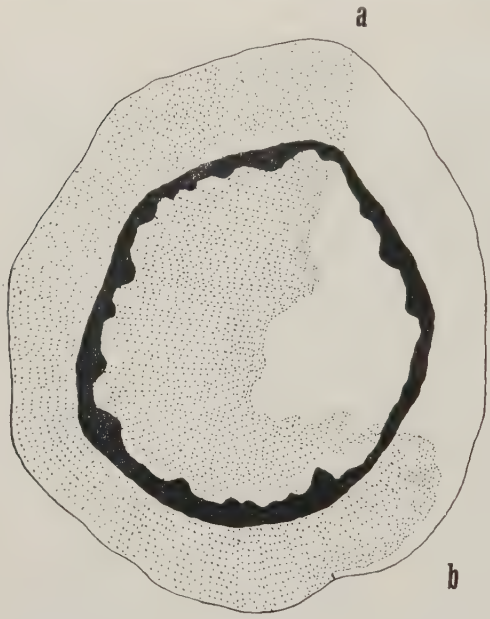


Fig. 130. Schnitt durch den Stamm einer Sektorialchimäre. Bei a verläuft die Grenze radiär nach innen, bei b überlagert weißes Gewebe ein Stück weit das grüne. (Grünes Gewebe punktiert.)

Vegetativ, durch Stecklinge, sind diese Periklinalchimären zwischen der weißen und der grünen *Pelargonium*-Sippe leicht zu vermehren. Es kommen aber doch gelegentlich Störungen in der Verteilung der Komponenten am Vegetationskegel vor, meist wohl infolge von kleinen Verletzungen. Das hat dann je nach der Art der Störung verschiedene Folgen. Es können z. B. bei einer außen weißen, innen grünen Periklinalchimäre vom Typus der Fig. 127a die äußeren weißen Zellschichten verletzt sein und von der grünen dritten Schicht her regeneriert werden, es schaut dann quasi die grüne Pflanze durch ein Loch in der weißen Haut heraus, und wenn ein solches Loch gerade über einem Seitenvegetationspunkt liegt, dann entsteht ein rein grüner Sproß. Es erfolgt eine „vegetative Aufspaltung" der Chimäre. Öfters kommt es auch vor, daß ein Vegetationskegel in einer Blattachsel nur aus den äußersten zwei Schichten entsteht, das hat dann natürlich die Entstehung eines rein weißen Astes zur Folge.

Die sexuelle Deszendenz der Periklinalchimären zeigt ein aufs erste merkwürdiges Verhalten, das aber aus ihrer Anatomie völlig verständlich wird. Wir wissen, daß die Sexualzellen der Angiospermen

wohl immer entwicklungsgeschichtlich von Zellen der zweitäußersten Zellschicht des Vegetationskegels abstammen. Danach ist zu erwarten, daß bei den Periklinalchimären die sexuelle Deszendenz immer völlig rein derjenigen Sippe angehören muß, von welcher in der betreffenden Chimäre die zweitäußerste Zellschicht gebildet wird. Damit steht das Verhalten der Sämlinge meiner Periklinalchimären von *Pelargonium* vollkommen im Einklang. Alle Chimären,

Fig. 131. Sektorialchimäre von *Pelargonium*, welche eben auf der so wie in Fig. 130 bei b verlaufenden Grenze (links oben im Sinne des Beschauers) ein Weißrandblatt (zwei pheriphere weiße Zellschichten) gebildet hat. Ein auf der anderen, so wie in Fig. 130 bei a verlaufenden Grenze aufsitzendes Blatt (nach rechts oben gerichtet) ist genau median in eine weiße und eine grüne Hälfte geteilt. Das völlig im weißen Sektor inserierte Blatt (nach oben gerichtet) ist rein weiß, die völlig im grünen Sektor inserierten (untern drei) Blätter sind rein grün. Aus der Achsel des Weißrandblattes ging später ein typischer weißrandblätteriger Zweig hervor.

bei denen die erste subepidermale Zellschicht der grünen Sippe angehört, haben nur rein und konstant grüne Sämlinge. Alle diejenigen Chimären dagegen, bei welchen die zweitäußerste Zellage der weißen Sippe angehört, haben rein weiße Sämlinge.

Bei der Untersuchung dieser Periklinalchimären von *Pelargonium* hatte sich mir schon im Sommer 1909 immer mehr der Gedanke aufgedrängt, daß am Ende die bisher so rätselhaften alten Pfropfbastarde *Cytisus Adami* und die *Crataegomespili* nichts weiter seien als Periklinalchimären zwischen ihren beiden vermut-

lichen Stammarten. Und auch das damals gerade von WINKLER neu erzeugte *Solanum tubingense* sah nach WINKLERS Beschreibung genau so aus und verhielt sich so wie eine Periklinalchimäre mit *Solanum lycopersicum* außen und *Solanum nigrum* innen. Das ganze Verhalten der alten sowohl wie der neuen WINKLERschen Pfropfbastarde und vor allem aber die Anatomie des *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* steht im Einklang damit.

Ich habe auf Grund dieser Beobachtungen die Theorie, daß die bisher bekannten „Pfropfbastarde" Periklinalchimären seien, schon im Jahre 1909 ausgesprochen, bin aber zunächst auf sehr lebhaften Widerspruch gestoßen, besonders von seiten H. WINKLERS. Heute ist diese Anschauung aber allgemein anerkannt.

Zunächst finden die ziemlich häufig bei den Pfropfbastarden auftretenden vegetativen „Rückschläge" in die Stammformen nach dem Obengesagten ja ihr vollständiges Analogon bei den Periklinalchimären von *Pelargonium*. Störungen in der Verteilung der Komponenten, d. h. also Produktion von rein weißen oder von rein grünen Zweigen, Blättern oder Blatteilen kommen bei den Weißrandpelargonien ungefähr ebenso häufig vor wie die analogen Erscheinungen bei den Pfropfbastarden.

Die Sexualzellen stammen entwicklungsgeschichtlich immer von Zellen der zweitäußersten Zellenlage des Vegetationspunktes ab. Daraus folgt, daß alle Periklinalchimären eine sexuelle Deszendenz ergeben müssen, die derjenigen Art angehört, welche in ihnen die zweitäußerste Zellenlage bildet. Ganz genau so verhalten sich tatsächlich die Pfropfbastarde.

Cytisus Adami z. B. ist nach seiner Anatomie zu schließen ein *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und damit steht in Einklang, daß seine Sämlinge rein *Laburnum vulgare* sind.

Das WINKLERsche *Solanum tubingense* ist seinem ganzen Aussehen nach ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). Damit steht im Einklang, daß seine Deszendenz rein *S. nigrum* ist, und in gleicher Weise stehen auch die Befunde bei den übrigen WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarden, wie BUDER zuerst ausgeführt hat, im Einklang mit meiner Theorie, daß sie Periklinalchimären seien.

Die sichere Entscheidung mußte natürlich eine genaue anatomische Untersuchung bringen.

Bei den Pelargonien ist es leicht, des auffallenden Farbenunterschiedes wegen, an einem Blatt zu sehen, welche Zellen der einen, welche der anderen Komponente angehören. Bei den „Pfropfbastarden" ist das nicht so leicht, und vor allem ist es schwer, die Unterschiede im Bild zu demonstrieren, aber immerhin sind die Befunde noch deut-

lich genug. Zunächst bei *Crataegomespilus Asnieresii*, dessen Blätter ich oft geschnitten und mit denjenigen der Eltern verglichen habe, ist mit aller Sicherheit zu sagen, daß die Blattepidermis vollkommen derjenigen von *Mespilus* gleicht. Glücklicherweise ist die Blattepidermis von *Crataegus* sehr von der von *Mespilus* verschieden, vor allem sehr verschieden behaart. Das ganze Blattinnere des auf Taf. VII abgebildeten

Fig. 132. Mit Kaliumbichromat behandelte Blattstielquerschnitte von: a *Laburnum vulgare* (gerbstoffrei), b *Laburnum Adami* (Epidermiszellen geschwärzt, d. h. gerbstoffhaltig), c und d *Cytisus purpureus*. Alle Zellen geschwärzt (bei den angeschnittenen weißen Zellen ist der Niederschlag herausgefallen). c = Kurztrieb, d = Langtriebblatt.

Pfropfbastardes zwischen *Crataegus* und *Mespilus*, des *Crataegomespilus Asnieresii*, ist nicht von dem von *Crataegus* zu unterscheiden und deutlich von demjenigen von *Mespilus* verschieden. Ein sicheres Urteil bekommt man freilich nur, wenn man eine große Zahl von Schnitten vergleicht. Die *Crataegomespili* sind ja in allen botanischen Gärten zu finden und es kann jedermann leicht versuchen, sich selber ein Urteil

zu bilden. Was für die Anatomie der Blätter gilt, das gilt auch mutatis mutandis für die Frucht. Der Bau der Fruchtepidermis ist bei *Crataegus* und *Mespilus* sehr verschieden. *Mespilus* läßt aus seiner Epidermis, wie Taf. VII Fig. 3a zeigt, ein dickes Periderm entstehen, bei *Crataegus* bleiben die Epidermiszellen ungeteilt und enthalten einen dunkelroten Zellsaft (Fig. 1a Taf. VII). Das Fruchtfleisch ist bei *Mespilus* ganz ungefärbt, bei *Crataegus* enthalten die äußeren 3—4 Zellschichten des Fruchtfleisches einen blaßroten Zellsaft. Der *Crataegomespilus Asnieresii* (Taf. VII Fig. 2a) hat, wie die Bilder zeigen, eine ganz typische *Crataegus*-Frucht, die aber in einer *Mespilus*-Epidermis steckt! Die Anatomie der übrigen Teile gibt wenig Anhaltspunkte, weil *Crataegus* und *Mespilus* in dem mikroskopischen Bau des Holzes, der Rinde usw. sich ungemein ähnlich sehen. Eine genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Propfbastardes und damit verglichen seiner Eltern dürfte aber wohl noch mancherlei Anhaltspunkte liefern.

Eine sehr sorgfältige und erschöpfende Darstellung der Anatomie der *Crataegomespili* finden Sie in einer Abhandlung von J. Meyer.

Laburnum Adami ist nach der Blattanatomie zu schließen *Laburnum vulgare* mit einer Epidermis von *Cytisus purpureus*, und nach den Untersuchungen von Buder geht aus der Anatomie der Blumenblätter, speziell aus der Farbenverteilung in den verschiedenen Zellschichten mit Sicherheit hervor, daß nur die Epidermis dem *Cytisus purpureus*, alles andere aber dem *Laburnum vulgare* angehört.

Querschnitte durch ein Blumenblatt, die Fahne (Vexillum), von *Laburnum vulgare*, *Cytisus Adami* und *Cytisus purpureus* stellen nach Originalzeichnungen von J. Buder die Fig. 1, 2, 3 auf Taf. VIII dar. Die Bilder bedürfen keiner weiteren Erklärung, die Epidermis des *Cytisus Adami* ist ganz identisch mit der von *C. purpureus*, alles innere Gewebe ist identisch mit dem von *Laburnum vulgare*.

Laburnum vulgare und *Cytisus purpureus* unterscheiden sich nach Buder auch sehr deutlich dadurch, daß *C. purpureus* reichlich Gerbstoffe in seinen Zellen führt, was durch Behandlung von mikroskopischen Querschnitten mit Kaliumbichromat leicht nachweisbar ist, *Lab. vulgare* ist gerbstoffarm. *Lab. Adami* hat, wie aus Fig. 132 sehr schön zu sehen ist, eine gerbstoffhaltige Epidermis, aber sonst gerbstoffarme Zellen.

Summa summarum steht also mit meiner Deutung, daß die „Pfropfbastarde“ *Laburnum Adami* und die *Crataegomespili* Periklinalchimären sind, alles in Einklang, was man an ihnen hat beobachten können. Alles, was sonst unverständlich und rätselhaft an ihrem Verhalten ist, erklärt sich in der einfachsten Weise ohne jede komplizierte Hypothese.

Auch für die WINKLERschen *Solanum*-Pfropfbastarde trifft diese Erklärung zu, zum mindesten gilt dies für 4 davon.

Hier ist der Nachweis, daß Periklinalchimären vorliegen, dadurch sehr erleichtert, daß *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum* ganz verschiedene Chromosomenzahlen haben. Man kann also direkt für die einzelnen Zellen schon feststellen, welches ihre Natur ist. WINKLER hat die entsprechenden Untersuchungen ausgeführt und gefunden, daß meine Deutung auch für diese *Solanum*-Pfropfbastarde zutrifft, d. h. daß auch hier Periklinalchimären vorliegen. *S. tubingense* ist z. B. ein *S. nigrum* (Nachtschatten) in einer Epidermis von *S. lycopersicum* (Tomate). *S. Koelreuterianum*, von dem ein Blatt in Fig. 124 b dargestellt ist, hat nur die Epidermis von *S. nigrum* und alles übrige von *S. lycopersicum*. *S. Gaertnerianum* ist ein *S. lycopersicum* mit zwei Zellschichten von *S. nigrum* außen usw.

Noch nicht genügend untersucht ist der Bau des 5. WINKLERschen Pfropfbastardes, des *S. Darwinianum*.

WINKLER selbs verficht eifrig die Ansicht, daß bei *S. Darwinianum* die subepidermale Zellschicht entstanden sei aus der Verschmelzung einer Tomatenzelle mit einer Nachtschattenzelle, daß also diese Zellschicht einen „wirklichen" vegetativ entstandenen Bastard darstelle, einen „Burdo", wie WINKLER diese vorläufig rein hypothetischen Gebilde heißt.

Der Tatbestand ist der folgende: *Solanum nigrum* hat die Chromosomenzahl 72 (reduziert 36), *Solanum lycopersicum* hat die Chromosomenzahl 24 (reduziert 12), *Solanum Darwinianum* hat in seiner subepidermalen Zellschicht diploid 48 Chromosomen und in den Pollenmutterzellen 24. In den übrigen Zellschichten hat *S. Darwinianum* 72 Chromosomen, alle diese übrigen Zellschichten gehören demnach zu *S. nigrum*.

WINKLER nimmt an, die Zahl von 48 Chromosomen in der subepidermalen Zellschicht sei zustande gekommen durch Verschmelzung einer vegetativen Tomatenzelle (24 Chromosomen) mit einer vegetativen Nachtschattenzelle (72 Chromosomen). Die Verschmelzungszelle müßte haben $72 + 24 = 96$ Chromosomen, und wenn dann eine einmalige Reduktion erfolgt, so ergäbe sich eine Chromosomenzahl von 48 Chromosomen. Mir scheint diese ganze gekünstelte Deutung der gefundenen Chromosomenzahl 48 wenig einleuchtend, es könnte ja z. B. ebensogut eine tetraploide Tomatenschicht vorliegen. Was die zweite Zellschicht von *Solanum Darwinianum* dargestellt hat, ist somit vorläufig unbekannt. Die Existenz von wirklichen Pfropfbastarden im engsten Sinne des Wortes ist nicht erwiesen.

Auch zwischen anderen *Solanum*-Arten, z. B. *S. lycopersicum* (Tomate) und *S. melongena* (Eierfrucht) haben zahlreiche auf meine

Veranlassung hin angestellte Versuche von W. Heuer Periklinalchimären ergeben. Manche *Solanum*-Arten sind für diese Versuche ganz außergewöhnlich geeignete Objekte.

Aus Pfropfungen zwischen *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* bekommt man ganz besonders leicht Periklinalchimären. Nach den unter meinen Augen ausgeführten Versuchen von W. Heuer zu schließen, kann man darauf rechnen, daß unter sechs Pfropfungen mindestens eine die eine oder die andere Periklinalchimäre ergibt. Man muß nur sehr junge Stengel pfropfen und muß sich so einrichten, daß die Regeneration in die Monate Juni—Juli fällt, d. h. man muß im Januar schon aussäen, Anfang Mai pfropfen und Ende Mai durch die Pfropfstelle hindurch abschneiden.

In analoger Weise wie bei *Solanum nigrum*, *S. lycopersicum* und anderen Solaneen kann man leicht die verschiedenartigsten Periklinal- und Sektorialchimären bei Pappeln erzeugen, z. B. zwischen *Populus nigra* und *Populus trichocarpa*. Man okuliert hier am besten im August die eine Art auf die andere, läßt das Auge im nächsten Jahre austreiben und schneidet dann im Juli quer durch die Okulationsstelle. In dem reichlichen Wundkallus differenzieren sich zahlreiche Vegetationspunkte, von denen fast in jedem Versuch einige Chimären sind. Ich habe selbst eine große Zahl von Chimären erhalten.

Wie die „alten“ Pfropfbastarde, *Cytisus Adami* usw. entstanden sind, ist unbekannt. Sehr wahrscheinlich sind sie nicht so wie die Winklerschen als Adventivsprosse aus dem Wundkallus hervorgegangen, denn Adventivsprosse aus dem Wundkallus entstehen bei *Laburnum*, *Cytisus*, *Crataegus* und *Mespilus* nach meiner Erfahrung nicht oder doch nur äußerst selten. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß diese alten Pfropfbastarde direkt entstanden sind, dadurch, daß beim Okulieren, d. h. bei der Transplantation einer Knospe, die Knospe selbst verletzt, „ausgehöhlt“ worden war, und daß Kallus der Unterlage in diese Höhlung hineinwucherte. Auf diese Weise muß ja direkt eine Periklinalchimäre entstehen.

---

2. „Modifizierungen“ eines Pfropfsymbionten durch den andern, infektiöse Chlorose und andere als vegetative Bastardierung gedeutete Erscheinungen.

Darüber, daß ein Pfropfreis, das kürzere oder längere Zeit mit einer fremden Spezies in Verbindung ist, von diesem anderen Pfropfsymbionten gewisse Merkmale annähme, gibt es eine unendliche Fülle von Gärtnermärchen. Ich habe selbst mit einer großen Anzahl von Sträuchern und von krautigen Pflanzen zahlreiche Pfropfversuche durch-

geführt. Die Versuche haben gezeigt, daß an der Übertragung einer gewissen Art von Buntblätterigkeit von einem Pfropfling auf den andern etwas Wahres ist, wir werden nachher noch einiges darüber hören, von allen den vielen anderen Angaben darüber, daß einzelne Merkmale, wie rote Blattfarbe, bestimmte Blütenfärbung, Art der Behaarung usw. auch in ähnlicher Weise von dem einen auf den andern Pfropfsymbionten übertragen werden können, hat sich aber keine einzige bei der Nachuntersuchung als stichhaltig erwiesen. Auf Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, ich will nur einige wenige Beispiele herausgreifen und zeigen, in welcher Weise die Fehlschlüsse zustande kommen können. So gibt es zahlreiche Angaben, daß beim Pfropfen eines Zweiges einer rein grünblätterigen Rasse auf eine andere mit rot gefärbten Blättern (etwa grüne Hasel auf Bluthasel) die Rotfärbung auch den grünen Pfropfling infiziere. Fälle, die ein kritikloser Beobachter so deuten könnte, sind nicht selten. Die Sache hat aber andere Ursachen. Die Fähigkeit zur Bildung von mehr oder weniger Anthocyan in den Zellen der Blätter usw. besitzen auch sehr vielfach die grünen Rassen, aber die Menge des gebildeten Anthocyans wird sehr stark modifiziert von Außenfaktoren, speziell Ernährungsbedingungen. Im allgemeinen gilt die Regel, daß Wassermangel verbunden mit intensiver Belichtung den Anthocyangehalt vermehrt. Propfreiser haben nun vielfach, besonders in der ersten Zeit nach der Verwachsung eine relativ schlechte Wasserversorgung und werden dunkler gefärbt als sonst für gewöhnlich. Diese dunklere Färbung tritt aber, ihrer oben genannten Ursache entsprechend, auf, einerlei ob man die helle Rasse auf eine dunkle gepfropft hat, oder auf eine helle. Also wenn beim Pfropfen einer hellen Rasse auf eine dunklere eine Änderung der Färbung des Pfropfreises zu beobachten ist, so handelt es sich nur um eine Ernährungsmodifikation des Pfropfreises, aber nicht etwa um eine „Übertragung eines Merkmales auf vegetativem Wege“ von der einen auf die andere Pflanze.

In dieser oder jener meist sehr einfachen Weise sind alle ähnlichen Fälle von scheinbarer Merkmalsübertragung zu verstehen gewesen, die ich habe beobachten können. Diese Ernährungsmodifikationen, welche Pfropfreiser aufweisen, sind dabei allerdings oft ziemlich weitgehend. Z. B. ist es häufig der Fall, daß Pfropfreiser auf ganz artfremder Unterlage, etwa *Cytisus hirsutus* auf *Laburnum vulgare* ein ganz auffällig üppiges Wachstum zeigen, viel üppiger als auf eigenen Wurzeln. Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von *Cytisus hirsutus* das eine wiederum auf einen *Cytisus hirsutus*, das andere auf *Laburnum vulgare*, dann wird das Auge auf *Cytisus hirsutus* in zwei Jahren höchstens zu einem $^1/_4$ cm dicken, etwa $^1/_4$ m langen Zweig auswachsen,

das auf *Laburnum* okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem 1—1½ cm dicken, ungefähr meterlangen reich verzweigten Aste[1]).

Ernährungsmodifikationen haben wohl auch vorgelegen bei den Versuchen von Daniel, der beim Zusammenpfropfen von Tomate mit Eierfrucht sehr eigentümliche Erscheinungen beobachtete. So soll nach Daniel eine Rasse von Eierfrucht, die sonst ungefähr birnenförmige, ungelappte Früchte hat, ganz ausgesprochen tomatenartig gelappte Früchte bekommen, wenn sie als Pfropfreis auf einer Tomatenunterlage wächst. Ich habe im Jahre 1904 eine große Zahl von entsprechenden Pfropfungen ausgeführt, aber nie eine derartige weitgehende Beeinflussung beobachtet. Ich kann mich des Verdachtes nicht erwehren, daß Daniel mit einer Eierfruchtsorte experimentiert hat — es gibt solche —, welche gelegentlich mehr oder weniger tomatenähnliche Früchte bildet, auch wenn sie nicht auf Tomate gepfropft wird.

Daniel hat dann ferner auch über Versuche berichtet, wo zwar nicht das Pfropfreis selbst gewisse Merkmale von der Unterlage angenommen haben soll, wo aber die Sämlinge des Pfropfreises eine derartige Beeinflussung erkennen lassen sollen. Über ähnliche Beobachtungen hat kürzlich auch Edler berichtet. Edler hat beobachtet, daß, wenn man helle Rübensorten (Zuckerrüben) *Beta vulgaris* auf rote Salatrüben pfropft und von diesen Zuckerrübenreisern Samen erntet, ein Teil der Sämlinge deutlich rote Färbung zeigt. Diese Versuche sind aber ebenso wie die entsprechenden von Daniel nicht einwandfrei. Es ist nicht festgestellt worden, ob in dem Falle von Edler die betreffende helle Rübenpflanze nicht auch, ohne daß man sie auf eine rote Rübe propft, einzelne rote Sämlinge produziert. Daß eine helle Rübe einen größeren oder kleineren Teil roter Sämlinge ergibt, kommt häufig vor und kann sehr verschiedene Ursachen haben.

Vor allen Dingen muß hier an eine Fremdbefruchtung durch Pollen einer roten Sorte gedacht werden. Der Rübenpollen stäubt so leicht und dringt so sehr durch alle Ritzen, daß eine sichere Isolierung einer Rübenpflanze, eine sichere Selbstbestäubung ganz ungemein schwierig ist.

Die einzigen Angaben über „Merkmalsübertragungen", welchen etwas anderes zugrunde liegt als bloße Ernährungsmodifikationen, betreffen die Übertragung der Buntblätterigkeit von einem Pfropfsymbionten auf den anderen.

Wir haben uns mit dieser als infektiöse Chlorose bezeichneten Buntblättrigkeit schon in Vorlesung IV näher befaßt. Es handelt sich bei ihr, wie dort schon gesagt wurde, um eine Infektionskrankheit von

[1]) Anderweitig nicht veröffentlichte eigene Versuche.

höchst sonderbarer Art. Die buntblätterigen Individuen bleiben nur deshalb dauernd buntblätterig, weil von den alten bunten Blättern aus die neuentstehenden fortwährend neu infiziert werden. Mit einer „Übertragung von Merkmalen" von einem Pfropfling auf den anderen hat diese Infektion aber nicht das Geringste zu tun.

Gebilde, bei denen man viel eher als bei den Periklinalchimären oder bei der Übertragung der infektiösen Chlorose den Ausdruck „Pfropfbastarde" anwenden könnte, hat in neuester Zeit in einer durch ihre Einfachheit imponierenden Versuchsanstellung H. Burgeff mit Mucorineen (*Phycomyces nitens*) erzielt. Bei diesen Pilzen ist das Mycelium nicht in einzelne „Zellen" gegliedert, sondern die ganze Mucorpflanze stellt eine sehr große Zelle dar mit tausenden von Zellkernen. Burgeff ist es nun gelungen, Protoplasma und zahlreiche Zellkerne einer Rasse von *Phycomyces nitens* hineinzuquetschen in ein Mycelstück einer erblich deutlich verschiedenen anderen Rasse und so quasi ein Gemisch des Protoplasmas und der Zellkerne der beiden Rassen in einer Pflanze herzustellen. Die so erzielte Pflanze war eine Art Kompromißbildung zwischen den Ausgangsrassen und spaltete vegetativ langsam wieder in diese Ausgangsrassen auf. Je nachdem, ob ein vegetativer Nachkomme dieses „Mischproduktes" herstammt von einem Mycelstück mit beiderlei oder nur je einerlei Zellkernen, ist dieser Nachkomme rein ein-elterlich oder er ist selber noch ein Mischprodukt. Weiteren Versuchen mit diesen sonderbaren Mischzellen, über die Burgeff erst zwei kurze Mitteilungen veröffentlicht hat, müssen wir mit dem größten Interesse entgegensehen.

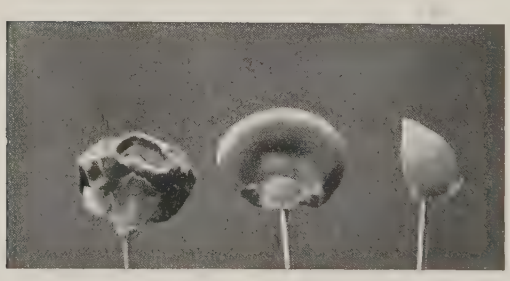
Man hat auch in anderer Weise versucht, zwei Zellen verschiedener Organismen zur Vereinigung zu bringen, so hat man versucht, durch starkes Zentrifugieren die Eier von zweierlei Seeigelarten zur Vereinigung zu bringen (Literatur bei Bierens de Haan) und man hat auch auf diese Weise sehr eigentümliche chimärenartige Organismen erzeugen können.

Im Anschluß an die Pfropfbastarde wollen wir dann heute noch eine Erscheinung besprechen, die lange Zeit bekannt und trotzdem unverständlich geblieben ist, die man aber heute völlig klargelegt hat. Das ist die Erscheinung der Xenienbildung.

Was man darunter versteht, soll uns ein Beispiel bei Mais (*Zea Mays*) zeigen. Wenn man eine bei Inzucht konstante Zuckermaisrasse mit runzeligen Samen bestäubt mit Pollen von einer Maissorte mit stärkehaltigen, glatten, prallen Samen, dann bekommt man schon auf der ursprünglichen Zuckermais-Mutterpflanze Kolben mit prallen

stärkehaltigen Körnern (Fig. 133). Dabei rührt die Form der Körner nicht etwa von den darin liegenden Embryonen her, sondern die Form rührt her vom Endosperm. Diese Erscheinung, daß auch außerhalb des Bastard-Embryos liegende Teile der Frucht bei einer Bastardierung Merkmale der väterlichen Rasse annehmen, bezeichnet man seit FOCKE als Xenienbildung. Derartige Fälle sind in großer Zahl mehr oder weniger ausführlich beschrieben worden, darunter auch sehr merkwürdig anmutende Beispiele; so soll, um nur eines anzuführen, ein gelbfrüchtiger Apfelbaum auf Zweigen, die durch Pollen eines rotfrüchtigen Apfelbaumes bestäubt waren, Äpfel getragen haben.

a b c



a_1 b_1 c_1

Fig. 133. a Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Zuckermais. — b Kolben von Zuckermais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — c Kolben von Stärkemais befruchtet mit Pollen von Stärkemais. — a_1 b_1 c_1 einzelne Früchte der Kolben a—c, etwas vergrößert. (Nach Originalexemplaren von Prof. C. CORRENS.)

Die Untersuchungen von CORRENS haben diese Dinge völlig aufgeklärt. Es hat sich gezeigt, daß in allen Fällen von solcher Xenienbildung, die bei einer Nachprüfung sich als stichhaltig erwiesen, der väterliche Einfluß zwar über den Embryo hinaus im Endosperm noch nachweisbar war, aber Fälle, wo andere Teile der Frucht durch den Vater irgendwie beeinflußt wurden, sind nicht bekannt.

Daß aber auch das Endosperm der angiospermen Pflanzen väterliche Merkmale aufweist, ist nicht auffällig, denn wir wissen heute, daß das Endosperm der Angiospermen hervorgeht aus einer Art von Sexualakt, es entsteht aus der Vereinigung des von der Mutter stammenden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten generativen Kern,

der völlig homolog dem männlichen Sexualkern ist, der die Eizelle befruchtet. Wir können quasi das Endosperm als einen zweiten Embryo auffassen, der dem anderen Embryo zur Nahrung dient.

Wenn wir eine Maisrasse, die ein zuckerhaltiges Endosperm hat, befruchten mit einer anderen, die ein stärkehaltiges Endosperm hat, so hat schon das in den Samen der P_1-Pflanze entstehende Endosperm Bastardnatur, muß also das hier dominierende väterliche Merkmal „Stärkeendosperm" aufweisen. Ein sehr instruktives Beispiel einer derartigen Xenienbildung bei Mais ist in Fig. 133 nach Originalexemplaren von CORRENS dargestellt.

In dieser Weise erklären sich alle sichergestellten Fälle von Xenienbildung bei Pflanzen, und alle die vielen anderen Angaben über weitergehende Einwirkung des väterlichen Einflusses auf Teile der Mutterpflanze haben sich bei der Nachuntersuchung als unrichtig erwiesen.

Auffällig und einer eingehenden Untersuchung wert sind aber einige nur kurz veröffentlichte Beobachtungen von E. v. TSCHERMAK, der fand, daß bei Kreuzungen zwischen Gurken und Melonen schon die Bastardfrüchte, also zweifellos Teile der Mutterpflanze, in ihrem Zuckergehalt von den aus Selbstbestäubung erhaltenen Früchten verschieden waren.

Auch bei Tieren hat man öfters solche Fälle von Einwirkung des Vaters auf die Mutter oder Teile der Mutter zu finden geglaubt. Bei Hundezüchtern z. B. ist es ein verbreiteter Aberglaube, daß eine Rassehündin, die einmal von einem nicht rassereinen Hunde gedeckt worden sei, weiterhin nicht mehr völlig rassige Tiere produzieren könne, auch wenn sie später durch völlig rassereine Rüden gedeckt wird (Telegonie). Beglaubigt ist im Tierreich aber nicht ein einziger derartiger Fall. Plausibler scheint die Angabe, daß bei Vögeln die Farbe der Eischale von einem Bastardembryo her beeinflußt wird. Hierüber hat A. v. TSCHERMAK eine vorläufige Notiz veröffentlicht. Von HOLDEFLEISS, R. A. WALTHER u. a. ist weiterhin in neuester Zeit diese Frage mehrfach diskutiert worden.

Ganz klargelegt sind in mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen bei Insekten. TOYAMA konnte zeigen, daß die Eifärbung zum Teil lokalisiert ist in der von der Mutter stammenden Eischale, zum Teil aber ihren Sitz hat in der Serosa des Eies, also einem Teil des befruchteten Eies selbst. In der Schale sitzen z. B. die roten, bläulichen usw. Färbungen. Die Farbe der Eischale hängt nur von der Erbformel der Mutter ab, die Farbe des Eiinnern von der Formel der Eizelle und des mit ihr verschmolzenen Spermatozoids. Diese Sachlage ermöglicht sehr verschiedene Kombinationen von Eifärbungen und TOYAMA konnte so alle auf den ersten Blick ganz unverständlichen Tatsachen der Vererbung der Eifärbung des Seidenspinners *(Bombyx Mori)* klarlegen.

Vorlesung XV

Die Mutationen

Die Vererbung ist nie ganz vollkommen, wir finden vielmehr stets, daß sowohl die Kinder von den Eltern wie die Kinder untereinander verschieden sind. Man sagt hierfür: die Nachkommen „variieren". Dieses „Verschiedensein", diese Variation der Nachkommen hat ganz verschiedene Ursachen und wir können dementsprechend auch ganz verschiedene Kategorien von Variationserscheinungen unterscheiden. Wir haben bisher zwei von diesen Kategorien eingehend besprochen: 1. die Modifikationen (Vorl. I—IV). 2. die Variation infolge von Bastardierung, für welche wir vielfach auch die kürzere zuerst von SCHINZ vorgeschlagene Bezeichnung Kombinationen gebraucht haben.

Zu diesen beiden Kategorien der Variation kommt nun noch eine dritte, von der wir bisher weniger gesprochen haben, das ist das, was man als „Mutation", „Heterogenesis" (KORSCHINSKY), „Idiovariation" bezeichnet, d. h. das Entstehen von **erblichen** Verschiedenheiten in der Weise, daß einzelne oder auch viele Nachkommen andere Eigenschaften haben als die Eltern und zwar **nicht durch Bastardspaltung,** sondern aus anderen, meist unbekannten Tatsachen.

Vielleicht kann ich noch einmal den prinzipiellen Unterschied zwischen Modifikation, Variation infolge von Bastardierung (Kombination) und Mutation an einem Beispiel aus der Chemie, das wir schon einmal herangezogen hatten, klarmachen:

Gewisse Gemische von verschiedenen Kohlenwasserstoffen der Reihe $C_n H_{2n+2}$ bezeichnet man als Paraffine. Derartige Paraffine gibt es eine ganze Anzahl, die alle verschiedene Schmelzpunkte haben. Ein solches Paraffinum, das Paraffinum durum des Handels z. B. ist ein Gemisch, das bei 50° C flüssig wird und bei niederen Temperaturen eine feste weiße Masse darstellt. Andere solche Gemische sind schon bei niederen Temperaturen flüssig, so z. B. das Paraffinum liquidum.

Wenn man ein Paraffinum durum auf 60° erhitzt, so wird es so „modifiziert", daß es das Aussehen der anderen Paraffinart, des Paraffinum liquidum bekommt. Der Schmelzpunkt selber, d. h. die *„Art auf die Temperatur zu reagieren"*, wird dadurch nicht geändert, das Paraffinum durum bleibt P. durum, auch wenn man es schmilzt, ebenso wie eine *Primula sinensis rubra*, die im Warmhaus weiß blüht, damit nicht *Primula sinensis alba* geworden ist. Man kann aber aus den gleichen Bestandteilen, aus den gleichen Kohlenwasserstoffen, welche

das Paraffinum durum und das Paraffinum liquidum zusamensetzen, eine ganze Reihe von verschiedenen Kombinationen herstellen, die sehr verschiedene Schmelzpunkte haben. Das wäre ein Vorgang, der etwa die „Variation durch Neukombination" veranschaulichen könnte.

Und wenn wir drittens endlich durch chemische Reagenzien das Paraffinum durum in seiner Zusammensetzung ändern, etwa einen Teil der in ihm enthaltenen Kohlenwasserstoffe zerstören und auf diese Weise ein Paraffin erzeugen, das von dem Ausgangsmaterial ganz verschieden ist, einen höheren Schmelzpunkt, von 65° C, oder einen niedrigeren, von 30° C z. B., habe, dann wäre dies ein Prozeß, der eine „Mutation", d. h. eine Veränderung des Idioplasmas veranschaulichen könnte.

Selbstverständlich soll das alles nur ein Sinnbild sein, nicht mehr.

So scharf im Prinzip die 3 verschiedenen Kategorien der Variation getrennt sind, und so sicher sich durch das Experiment im einzelnen Falle meist entscheiden läßt, was vorliegt, so schwer ist es, bloß dem Augenscheine nach zu sagen, ob eine Mutation, eine Variation durch Neukombination, oder eine Modifikation vorliegt, wenn irgend ein Individuum von seinen Geschwistern abweicht.

Wenn in einer im Sinne der Züchter reinen, einheitlichen Zucht von Kaninchen, etwa von langohrigen mit einer durchschnittlichen Ohrlänge von 200 mm die Ohrlänge der einzelnen Tiere variiert von 180 bis 200 mm, so kann dieses Variieren verschiedene und vor allem auch gleichzeitig mehrere Ursachen haben.

Es kann sich um reine Modifikationen handeln, die Ohrlänge wird ja durch eine ganze Reihe von Außenfaktoren, wie Temperatur, Ernährung u. a., modifiziert.

Es kann sich auch um Variationen durch Neukombination handeln. Z. B. brauchten nur etwa 5 unabhängig mendelnde Faktoren der Ohrlänge, die sich in ihrer Wirkung summieren, in dieser Kaninchenzucht heterozygotisch vorzukommen, dann hätte dies ebenfalls schon ein „Variieren" zur Folge.

Es kann sich aber auch um eine gleichzeitige Wirkung von Modifikationen und von Variationen durch Neukombination handeln, und das wird wohl meistens der Fall sein.

Was wirklich vorliegt, ist nur durch Vererbungsversuche festzustellen, die übrigens hier, wo es sich um obligat allogame Tiere handelt (wegen der Geschlechtstrennung), sehr mühsam sind.

Handelt es sich nur um Modifikationen, dann wird die durch mehrere Generationen durchgeführte Selektion von extrem kurzohrigen und extrem langohrigen Pärchen aus dieser Zucht nicht die geringste

Verschiebung in der durchschnittlichen Ohrlänge der Nachkommenschaft ergeben. Hat eine Selektion aber eine, wenn auch nur geringe, Veränderung der durchschnittlichen Ohrlänge zur Folge, so liegen nicht bloß Modifikationen vor, sondern dann ist zunächst an Variation durch Neukombination zu denken. Eine genaue Analyse der Spaltung kann freilich ganz ungemein schwierig sein, wenn die einzelnen Typen transgredierende Modifizierbarkeit zeigen.

Ebensowenig, wie man nach dem **bloßen Aussehen** entscheiden kann, ob eine Modifizierung oder eine Variation durch Neukombination vorliegt, ebensowenig kann man auch auf diese Weise entscheiden, ob eine Mutation vorliegt oder nicht.

Wenn in meinen *Antirrhinum*-Kulturen in einer mir genau bekannten konstanten reinen Sippe, etwa in einer dunkelroten, die unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen eine ganz typische Modifikationsbreite der Färbungsintensität aufweist, als Mutante ein Individuum auftritt, das eine Kleinigkeit heller gefärbt ist als die Stammrasse, so werde ich das wohl meist nicht bemerken, weil zahlreiche extrem blaß modifizierte Individuen der Stammrasse ebenfalls eine ganz helle Blütenfarbe haben können, ähnlich wie die neu aufgetretene Mutante, die vielleicht selber gerade extrem dunkel modifiziert ist. Ich werde eine derartige Mutante nur dann entdecken können, wenn ich sie — zufällig vielleicht — als Stammpflanze ausgewählt habe, ich werde dann nämlich finden, daß diese Pflanze eine im Durchschnitt blassere Deszendenz hat, als es für die Stammsippe die Regel ist.

Also die Größe des äußerlichen Unterschiedes zwischen einem abweichenden Individuum und der Stammsippe gibt meist nicht das geringste Kriterium dafür ab, was vorliegt.

Wenn freilich in einer in mehrjähriger Kultur als konstant befundenen dunkelroten Löwenmaulsippe eine Pflanze auftritt, die rein weiße Blüten hat, ohne daß dieses Individuum unter ganz außergewöhnlichen Kulturbedingungen gezogen worden wäre, oder wenn aus Samen einer sonst ganz konstanten Sippe von *Melandrium* glötzlich ein auffällig schmalblätteriges Individuum (Fig. 134) auskeimt, dann kann man mit der größten Wahrscheinlichkeit schon dem Aussehen nach auf einen Fall von Mutation schließen, — wenn man wirklich völlige Garantie hat, daß keine Verunreinigung vorliegt! So auffällige Mutationen kommen vor, aber doch wohl nur sehr selten und bilden, wenn ich meine Erfahrungen verallgemeinern darf, nur den kleinsten Teil der überhaupt vorkommenden Mutationen. **Die große Mehrzahl aller Mutationen dürfte immer nur durch eine sehr sorgfältige Vererbungsuntersuchung, durch umfangreiche Stammbaumkulturen gefunden**

und erkannt werden können, weil sie mit den Stammsippen transgredieren.

Also äußerlich sind die drei hier unterschiedenen prinzipiell scharf getrennten Kategorien von Variationen meistens nicht ohne weiteres unterscheidbar.

Mit diesen Mutationen wollen wir uns heute etwas näher befassen.

Unter einer Mutation wollen wir dabei ausschließlich die Erscheinung verstehen, daß aus irgend welchen, meist unbekannten Ursachen die Nachkommen eines Elters oder eines Elternpaares neue **erbliche** Eigenschaften, d. h. eine andere Reaktionsweise auf die Außeneinwirkungen aufweisen als die Eltern, wobei die neuen Eigenschaften nicht bloß auf einer Neukombination von Grundunterschieden beruhen.

Fig. 134. Als Mutante aufgetretenes schmalblättriges *Melandrium album* unter seinen Geschwistern.

Die Größe des Unterschiedes zwischen Ausgangssippe und dem neuen Typus ist ganz unwesentlich für die Definition. Wir können auch sagen, unter Verwendung des Begriffs „Idioplasma“: „Eine Mutation ist eine Änderung des Idioplasmas, die auf etwas anderem als auf einer Neukombination von Grundunterschieden beruht“.

Wenn wir das Wort „Mutation“ in diesem Sinne gebrauchen, so wenden wir es freilich in einem anderen Sinne an, als es ursprünglich Hugo de Vries getan hat.

Es scheint vielleicht nicht ganz zweckmäßig, den Namen Mutation für den anders gefaßten Begriff beizubehalten, es sind auch verschiedentlich andere Namen wie „Transmutation“, „Heterogenesis“, „Idiovariation“ u. a. vorgeschlagen worden.

Wenn ich selbst vorläufig den Namen Mutation beibehalte, so geschieht das im wesentlichen deshalb, weil besonders in der botanischen Nomenklatur sich dieser neue Sprachgebrauch allmählich eingebürgert hat und vor allem, weil unter dem Begriff Mutation in der oben gegebenen Definition als „erbliche Änderung aus unbekannten Ursachen“ noch **ganz heterogene Dinge** zusammengefaßt sind, denen man wohl in absehbarer Zeit wird be-

sondere Namen geben müssen, ein „Sammelname“ für alle diese Dinge wird vielleicht bald unnötig sein[1]).

In welcher Weise und aus welchen Ursachen treten — außer durch Bastardspaltung — erblich von der Ausgangsrasse abweichende Individuen auf, d. h. was wissen wir über die „Mutationen“ näheres? — Wenn wir kritisch zusehen, dann nur sehr wenig, denn der absolut sichere Nachweis, daß in einem gegebenen Falle wirklich eine Mutation vorliegt, ist ganz ungemein schwer zu erbringen. Fälle, die „vielleicht“ oder sogar auch „wahrscheinlich“ Mutationen sein mögen, sind in großer Zahl beschrieben worden, aber völlig sichergestellt und genügend genau untersucht sind die wenigsten.

Wir werden in absehbarer Zeit sicher dazu kommen, die Mutationen einzuteilen nach den cytologischen Vorgängen, die ihnen zugrunde liegen. Heute sind wir noch nicht ganz soweit, aber immerhin können wir doch schon die bisher beobachteten Fälle von Mutationen in gewisse Kategorien gruppieren und wir wollen diese verschiedenen mehr oder weniger scharf umgrenzten Kategorien getrennt besprechen.

Eine **erste Kategorie von Mutationen** wird gebildet durch die Mehrzahl der berühmt gewordenen DE VRIESschen Mutationen von *Oenothera Lamarckiana*.

Oenothera Lamarckiana ist ursprünglich in Nordamerika einheimisch, aber genau bekannt ist ihre ursprüngliche Heimat nicht, und ebenso weiß man nicht sicher, wann sie nach Europa eingeführt ist. Seit langer Zeit ist sie jedenfalls als Zierpflanze im Handel und ist häufig aus Gärten verwildert.

Es ist eine allogame, d. h. für gewöhnlich durch Fremdbefruchtung sich fortpflanzende Art aus einer *Oenothera*-Sektion, zu der in den Vereinigten Staaten eine große Zahl von gegeneinander sehr schwer abgrenzbaren Arten gehören, die auch im Naturzustand sich leicht kreuzen.

Eine Kolonie von verwildeter *Oe. Lamarckiana* beobachtete H. DE VRIES im Jahre 1886 auf einem brachliegenden Felde in Hilversum bei Amsterdam und auf diesem Platze fand er neben sehr zahlreichen typischen auch einige deutlich abweichende Individuen. DE VRIES verpflanzte darauf eine Anzahl typischer *Lamarckiana*-Pflanzen von diesem Felde in seinem Garten, bestäubte sie miteinander und zog aus den so erhaltenen Samen 15000 Nachkommen. Es zeigte sich, daß von diesen 15000 Pflanzen die übergroße Mehrzahl reine *Oe. Lamarckiana* war, aber 10 Pflanzen waren deutlich verschieden und zwar waren

[1]) In einem ganz anderen Sinne wird das Wort „Mutation“ in der Palaeontologie gebraucht, es genügt wohl, darauf ganz kurz hinzuweisen.

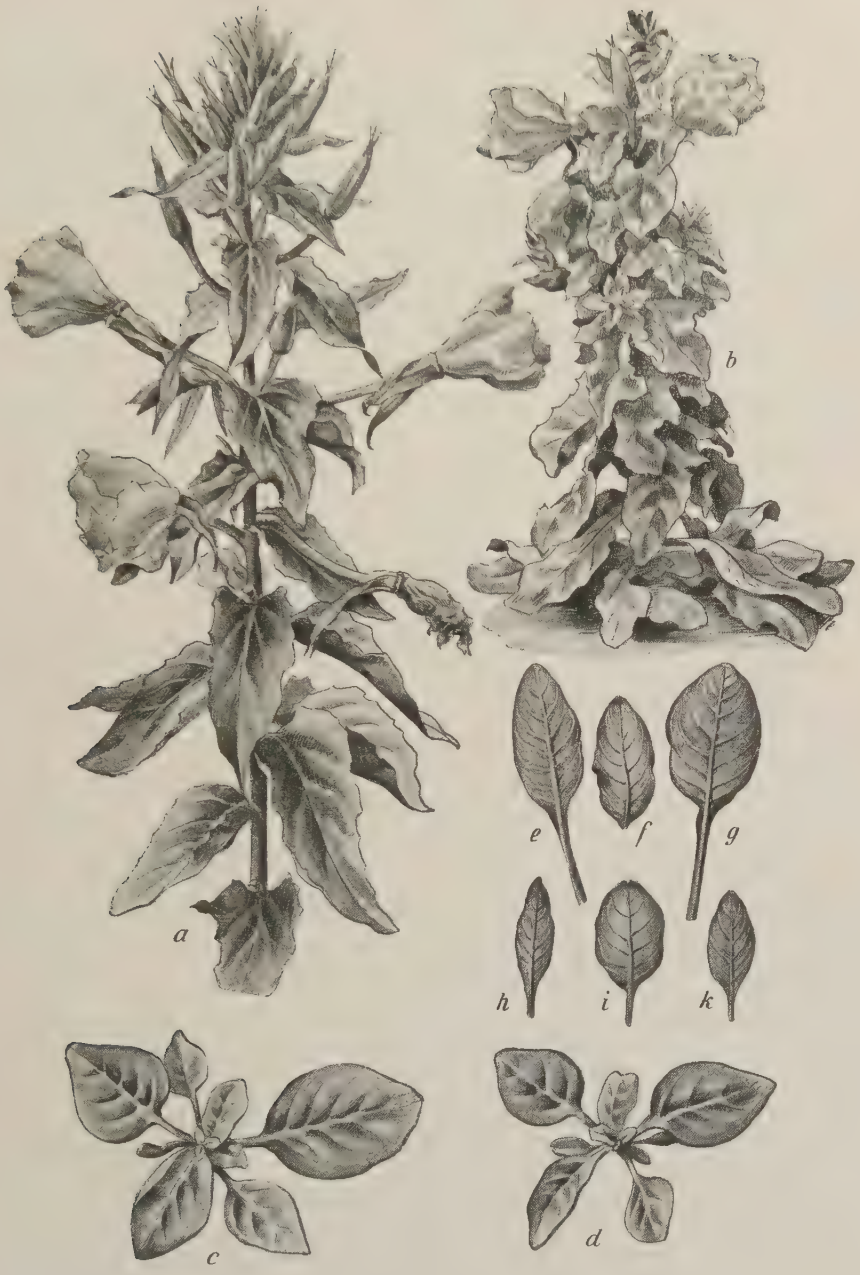


Fig. 135. a Zweig von *Oenothera Lamarckiana*. — b *Oe. nanella*, ganze Pflanze, im gleichen Maßstabe wie Fig. a. — c Ältere Keimpflanze von *Oe. gigas*. — d Desgl. *Oe. Lamarckiana*. — e—k Entsprechende Blätter von: e *Oe. Lamarckiana*, f *Oe. nanella*, g *Oe. gigas*, h *Oe. rubrinervis*, i *Oe. lata*, k *Oe. scintillans*.
(a nach einer Photographie von R. R. GATES, b—k nach DE VRIES.)

5 auffällig breitblätterig und hatten taube Antheren in den Blüten (weiterhin *Oe. lata* genannt) und die 5 anderen waren auffällig klein, fast zwergig (Fig. 135b), weiterhin *Oe. nanella* genannt.

In ähnlicher Weise wurden auch in den nächsten Jahren Samen von *Lamarckiana*-Pflanzen in großer Zahl ausgesät und stets war das Resultat ungefähr das gleiche. Neben einer großen Zahl von typischen *Lamarckiana*-Pflanzen traten immer wieder einzelne abweichende Typen auf, im ganzen etwa 1 Dutzend verschiedene.

Die Häufigkeit, in der diese neuen Typen auftraten, betrug ungefähr $1^1/_2\,\%$, d. h. unter 200 Sämlingen waren etwa 3. In den verschiedenen Jahren war aber der Prozentsatz sehr ungleich. Im Jahre 1888 betrug er noch nicht einmal $0{,}1\,\%$, im Jahre 1896 fast $5\,\%$.

Diese Versuche von DE VRIES haben mit in erster Linie den Anstoß zu der ungeheuren Entwicklung der Vererbungswissenschaft in den letzten zwei Jahrzehnten gegeben. Sie sind auch bald von anderer Seite wiederholt worden, und zwar teils mit *Oe. Lamarckiana* aus der Kultur von DE VRIES, teils mit *Oe. Lamarckiana* aus anderen Bezugsquellen. Das Resultat war das gleiche wie in den Kulturen von DE VRIES. Es traten in ähnlicher Weise zahlreiche „Mutanten" auf, die teils identisch waren mit den schon in Amsterdam aufgetretenen, teils aber auch allerhand neue Formen darstellten.

a b

Fig. 136. Blüten von *Oe. Lamarckiana* (a) und *Oe. brevistylis* (b) nach DE VRIES. (Die vorderen Blumenblätter sind weggelassen.)

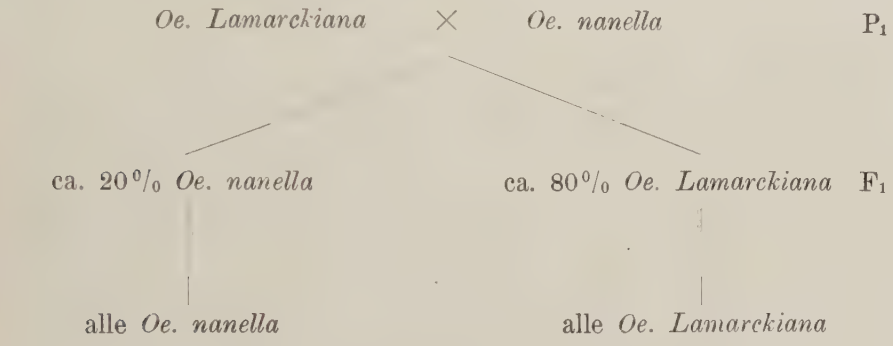
Die Mutanten von *Oe. Lamarckiana* wurden auf ihre Konstanz bei Inzucht und auf ihr Verhalten bei Kreuzung mit der Stammart und mit anderen Mutanten genau untersucht.

Ein Teil der Mutanten hat sich als weitgehend konstant erwiesen, so die als *Oe. laevifolia*, *Oe. brevistylis* (Fig 136), *Oe. nanella*, *Oe. gigas*, *Oe. rubrinervis*, *Oe. albida*, *Oe. oblonga* beschriebenen Typen.

Ein anderer Teil, *Oe. scintillans* z. B. ist nicht konstant, gibt bei Selbstbefruchtung eine aus reiner *Oe. Lamarckiana* und *Oe. scintillans* bestehende gemischte Deszendenz. Die so entstandenen *Lamarckiana*-Pflanzen sind weiterhin konstant, abgesehen von den Mutanten, welche auch diese *Lamarckiana*-Pflanzen abgeben, alle *scintillans*-Individuen dagegen geben immer ein Gemisch von *Oe. scintillans* und *Oe. La-*

marckiana, und das bleibt so, auch wenn man durch mehrere Generationen die *scintillans*-Pflanzen immer mit sich selbst bestäubt. Die Inkonstanz ist danach, wie DE VRIES sagt, konstantes Merkmal der *Oe. scintillans*. Das Zahlenverhältnis, in welchem die *scintillans*- und *Lamarckiana*-Individuen in der Nachkommenschaft einer geselbsteten *Oe. scintillans* auftreten, ist sehr verschieden, schwankt von etwa 1 *scintillans* : 3 *Lamarckiana* bis zu 4 *scintillans* : 1 *Lamarckiana*.

Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Mehrzahl der Mutanten bei Kreuzung mit der Stammart. Wenn DE VRIES kreuzte *Oe. nanella* × *Oe. Lamarckiana* oder reziprok, dann bestand F_1 aus ungefähr 20% *Oe. nanella* und im übrigen aus *Oe. Lamarckiana*. Im einzelnen schwankte in den verschiedenen Versuchen der Prozentsatz der *Oe. nanella* sehr stark, von 1—50%. Alle diese *Oe. nanella* erwiesen sich weiterhin als konstant und ebenso alle *Lamarckiana*. In Form eines Schemas sieht die Kreuzung also folgendermaßen aus:



Wie sind nun alle diese sonderbaren Erscheinungen zu verstehen? Wohl nur auf Grund dessen, was wir in Vorlesung XIII über die Artbastarde in der Gattung *Oenothera* gehört haben.

Oe. Lamarckiana ist danach wohl als ein Dauerbastard aufzufassen, dessen Idioplasma aus zwei verschiedenen Haplonten „velans“ und „gaudens“ zusammengesetzt ist. Zwischen den beiden Haplonten findet im allgemeinen keinerlei Faktoren-Austausch statt, es werden daher nur immer wieder reine *velans*- und reine *gaudens*-Keimzellen gebildet. Von den zwischen diesen Keimzellen möglichen vier Kombinationen geben nur die heterozygotischen Kombinationen *velans* × *gaudens* und *gaudens* × *velans* lebensfähige Embryonen d. h. immer wieder den Dauerbastard *Oe. Lamarckiana*. Die Mutationen könnten auf Grund dieser theoretischen Vorstellung dann so gedeutet werden, daß gelegentlich zwischen den beiden Idioplasmakomplexen *velans* und

gaudens doch ein teilweiser Austausch von Bestandteilen stattfindet, wodurch neue „Komplexe" entstehen. In einem gewissen Sinne wären dann allerdings diese Mutationen von *Oe. Lamarckiana* „Neukombinationen einer Bastardierung", würden also garnicht zu den „Mutationen" in der vorhin (Seite 311) gegebenen Definition gehören.

So scharf aber in der Theorie der Unterschied zwischen *„Variation infolge von Neukombination vorhandener Unterschiede bei einer Bastardierung"* und *„erbliche Variation aus andern Ursachen"* auch ist, so gehen trotzdem diese beiden Kategorien von Variation fließend ineinander über. Von einem ganz typischen Chromomeren- und Chromosomenaustausch, wie wir ihn etwa bei den Rassenkreuzungen von *Antirrhinum* und *Drosophila* kennen gelernt haben, bis zu einer ausnahmsweisen ganz unregelmäßigen Auswechselung größerer Idioplasmakomplexe, wie wir sie für die „Mutationen" von *Oenothera* annehmen müssen', gibt es wohl alle Übergänge. Die Entscheidung, wo „Bastardspaltung" aufhört und „Mutation" anfängt, ist ganz willkürlich.

Es wäre auch völlig verkehrt, deshalb, weil bei diesen *Oenothera*-Mutationen Bastardierungsvorgänge irgendwie mitspielen, die Untersuchungen über die *Oenothera*-Mutationen für weniger wichtig zu halten.

Außer diesen Mutationen vom „*Oenothera*-Typ" kommen auch bei den bisher genügend untersuchten *Oenothera*-Arten Mutationen vor, die zu den andern Kategorien gehören, von denen wir nachher noch hören werden.

Daß Mutationen von diesem *Oenothera*-Typ auch bei anderen Organismen vorkommen, ist wahrscheinlich, aber etwas Sicheres ist heute noch nicht zu sagen. In mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen hat nur Lidforss bei einigen wilden *Rubus*-Arten gefunden. Auch bei diesen „Arten" handelt es sich fast sicher um Spezialbastarde.

Eine sehr viel größere Verbreitung scheint eine **zweite Kategorie von Mutationen** zu haben, für welche charakteristisch ist, daß hier aus unbekannten Ursachen Individuen auftreten, welche gegenüber der Ausgangsrasse **einen** — neuen oder schon früher anderweitig bekannten — mendelnden Grundunterschied aufweisen.

Bei jedem Organismus, der in genügend großer Zahl in Stammbaumkulturen genau beobachtet wird, finden wir diese Erscheinung. Ich selbst habe in meinen *Antirrhinum*-Versuchen bisher schon gegen 100 solche Mutationen gefunden. Wenn man bedenkt, daß z. B. bei

Antirrhinum die ganz unübersehbar große Zahl von alten Handelssorten nur auf im ganzen etwa 40 Grundunterschieden beruht, so scheint die Zahl der durch Mutation bei mir neu aufgetretenen Unterschiede sehr beträchtlich. Waren früher 2^{40} erblich verschiedene Sippen theoretisch möglich, so sind es heute 2^{140}.

Noch viel mehr Mutanten dieser Kategorie haben MORGAN und seine Mitarbeiter bei *Drosophila* gefunden. Alle die vielen Rassen z. B., von denen besonders in Vorlesung X und XI die Rede war, gehen auf Mutationen zurück.

Alle diese Mutationen müssen nach dem, was wir heute über die zytologische Basis der mendelnden Erbfaktoren wissen, darauf beruhen, daß jeweils in einem Chromomer, das wir uns als einen distinkten Körper von bestimmter Struktur und bestimmter chemischer Konstitution vorstellen müssen, sich irgendeine Änderung vollzieht. Worin diese Änderung besteht, wissen wir, wie ich schon oft betont habe, noch für keinen einzigen Fall. Wodurch z. B. bei *Antirrhinum* im Chromosom Nr. I das Chromomer, in dem der „Faktor" **G** lokalisiert ist, sich von dem entsprechenden Chromomer eine g-Sippe unterscheidet, ist uns gänzlich unbekannt. Man könnte etwa an eine Umstellung zweier Molekülgruppen oder irgend eine andere kleine chemische Änderung in einem der Riesenmoleküle denken, aus denen die einzelnen Chromomere ja wohl zusammengesetzt sind. Aber dies sind, wie gesagt, vorläufig alles ganz vage Vermutungen.

Diese Veränderung eines Chromomers, d. h. eine Mutation dieser zweiten Kategorie, kann offenbar in jedem beliebigen Entwicklungsstadium erfolgen, in einer diploiden Zelle ebensogut wie in einer haploiden.

Wie im einzelnen diese Mutationen in Erscheinung treten, sei an einigen Beispielen gezeigt. Betrachten wir zunächst einen Fall von Mutation der Blattfarbe von *Melandrium album* der gemeinen Wiesenlichtnelke, den ich selbst habe beobachten können. Das normale Grün der Blätter hängt auch bei *Melandrium* ab von einer Reihe von mendelnden Faktoren. Fehlt ein gewisser Grundfaktor **X**, dann ist die Pflanze weißblätterig, auch wenn alle anderen Faktoren für grün vorhanden sind. Ich besaß nun eine Pflanze, die **Xx**, d. h. heterozygotisch in diesem Faktor war. Die Pflanze war ein Weibchen (*Melandrium album* ist getrennt-geschlechtlich), und mit ebenfalls heterozygotischen Männchen befruchtet gab sie, ganz wie erwartet, $^3/_4$ grüne und $^1/_4$ weiße Keimpflanzen. Auf dieser **Xx**-Pflanze, die ich übrigens als „wilde" Pflanze in der Nähe von Berlin gefunden habe, trat aus unbekannten Gründen an einem Aste ein rein weißer Sektor auf, und die ganze vegetative und sexuelle Deszendenz dieses Sektors er-

wies sich als **xx**. Es muß also im Vegetationspunkte dieses Astes mindestens eine Zelle zu **xx** geworden sein, d. h. es muß eine Mutation erfolgt sein.

Vollkommen analoge Fälle habe ich bei *Antirrhinum* in sehr großer Zahl beobachtet.

In dieser Weise ist wohl auch ein von FRUWIRTH beschriebener Fall zu deuten. FRUWIRTH kreuzte einen begrannten und einen unbegrannten Weizen. F_1 war, wie erwartet werden mußte, unbegrannt und in F_2 erfolgte eine Spaltung nach drei unbegrannt: ein begrannt. Eine der F_2-Pflanzen hatte eine unbegrannte und zwei begrannte Ähren. Die unbegrannte Ähre gab eine Nachkommenschaft von 15 unbegrannten und 4 begrannten Pflanzen, die begrannten Ähren dagegen gaben nur begrannte Nachkommen. Es war also, wenn **O** Grannenlosigkeit bedingt, die Pflanze mit den zweierlei Ähren ursprünglich wohl **Oo**, und auf ihr entstanden zwei Äste (die beiden begrannten Ähren), welche **oo** waren.

Über einen entsprechenden Fall hat BATESON berichtet. Auf einer *Lathyrus odoratus*-Pflanze, welche heterozygotisch in dem Faktor **B** war, welcher das rot in violett umwandelt, entstand ein Sproß, welcher nicht mehr **Bb** (violett) war, sondern **bb** d. h. rot. Eine lange Reihe analoger Fälle habe ich selbst im Laufe der letzten Jahre bei *Antirrhinum* beobachtet. Mutationen dieser Art kommen sehr häufig vor. Ein großer Teil der als „vegetative Bastardspaltung" bei Pflanzen beschriebenen Erscheinungen gehört hierher.

Von einem gewissen Interesse ist dabei, daß, wenn eine Pflanze heterozygotisch in mehreren Faktoren ist, die Mutation jeweils nur einen davon betrifft. Ich habe verschiedene solche Fälle beobachtet. Auch wenn die Ausgangspflanze heterozygotisch in stark gekoppelten d. h. in gleichem Chromosom nahe beisammen lokalisierten Faktoren war, betraf die Änderung immer nur einen Faktor.

„Vegetative" Mutationen wie die eben geschilderten können, wie eine einfache Überlegung zeigt, nur in Ausnahmefällen sofort gefunden werden, meist werden sie unbeachtet bleiben. Wenn, um bei dem *Melandrium*-Beispiel zu bleiben, in einer Zelle einer **XX**-Pflanze der eine Kernanteil zu **x** mutiert ist, so sieht man von dieser Mutation, weil **X** über **x** dominiert, gar nichts. Das gleiche gilt für den Fall von *Lathyrus*, wenn dort in einer **BB**-Pflanze eine Vegetationspunktzelle und weiterhin ein Sproßsektor zu **Bb** wird, so sieht man das nicht. Man wird überhaupt eine solche Mutation nur dann erkennen, wenn entweder — was aber selten ist — das neue Merkmal dominant ist, oder aber, wenn, wie in den geschilderten Fällen, die Mutation zufällig in einem Individuum erfolgt, welches schon in dem **gleichen** Erbfaktor heterozygotisch ist.

Tritt eine „rezessive" Mutation in einem homozygotisch dominantem Individuum auf, erfolgt etwa die Entstehung einer **Xx**-Zelle (**xx**-Pflanzen sind weißblätterig) im Vegetationspunkt eines homozygotischen weiblichen[1]) **XX**-*Melandriums*, dann werden wir folgenden Verlauf erwarten dürfen: Aus der **Xx**-Zelle möge ein — ganz normal grünblätterig aussehender — Ast mit mehreren Blüten hervorgehen. Die Blüten bilden dann **X**- und **x**-Eizellen. Diese Eizellen werden, wenn nicht zufällig auch in einer männlichen Pflanze gleichzeitig die gleiche Mutation erfolgt ist, nur durch **X**-Pollen befruchtet werden. Es wird also die Nachkommenschaft der vegetativ mutierten Pflanze aus **XX** und aus **Xx**-Pflanzen bestehen. Äußerlich sehen diese beiderlei Nachkommen ganz normal grün aus, und nur, wenn weiterhin eine weibliche **Xx**-Pflanze durch eine männliche **Xx**-Pflanze befruchtet wird, werden homozygotisch mutierte, d. h. weißblätterige **xx**-Pflanzen entstehen.

Fig. 137.

Antirrhinum majus var. globosa.

Spielt sich der gleiche Vorgang in einem eingeschlechtlichen aber allogamen[2]) Organismus ab, dann ist derselbe Befund zu erwarten wie in dem eben geschilderten *Melandrium*-Beispiel. Und das ist auch der Fall, wenn die vegetative Mutation in einem autogamen Organismus erfolgt, wobei aber nur ein Teil einer Blüte — z. B. nur eine Anthere — aus der mutierten Zelle hervorgeht. Nur wenn bei einem autogamen Organismus beiderlei Geschlechtsorgane wenigstens teilweise von der mutierten Zelle abstammen, ist zu erwarten, daß in der Nachkommenschaft homozygotisch mutierte Individuen auftreten.

Es ist also auf Grund dieser Überlegung zu erwarten, daß in unsern Kulturen homozygotisch mutierte Individuen sehr viel seltener auftreten als heterozygotisch mutierte. Das ist auch tatsächlich der Fall.

Als heterozygotische Pflanze trat z. B. bei mir auf die als *A. majus var. globosa* bezeichnete, nur rein weibliche Sippe von *Antirrhinum majus*, Fig. 137, von der ein blühender Zweig in Fig. 138 abgebildet

---

[1]) *Melandrium album* ist zweigeschlechtlich.

[2]) D. h. durch Fremdbefruchtung sich fortpflanzend.

ist. Daß ein *Antirrhinum* vorliegt, kann man der Pflanze nicht ansehen, wenn man nicht ihre Entstehungsgeschichte kennt, man würde sogar wohl kaum die Familie so leicht erkennen können. Da, wo sonst eine Blüte sitzt, sehen wir hier überall einen ganzen Zweig, der zahlreiche Blüten trägt, aber die Blüten sind hier völlig anders als sonst, die Einzelblüte besteht aus einer Anzahl spiralig angeordneter, dichtgedrängter kelchblattartiger Schuppen, von denen die innersten 4—5 eine Andeutung von Blumenblattcharakter haben. Antheren fehlen meist völlig. Bisher sind erst zweimal am Rande der kelchblattartigen Schuppen stark verbildete Staubbeutel gefunden worden, die aber funktionsfähige Pollenkörner enthielten. Im Zentrum der Blüte sitzt ein aus 4—6 Karpellen gebildeter Fruchtknoten, mit langem Griffel. Öfter sind diese Fruchtknoten ganz oder teilweise mißbildet, aber meist sind sie gut fertil, d. h. setzen nach Bestäubung mit Pollen der gleichen Sippe oder von anderen normalen Pflanzen gut Samen an. Diese sonderbare Sippe entstand folgendermaßen: 1908 wurden zwei völlig normale Löwenmaulpflanzen, die ganz normale Vorfahren hatten und auch aus Selbstbefruchtung beide eine ausschließlich normale Nachkommenschaft ergaben, miteinander gekreuzt, um die Vererbung der Blütenfarbe zu untersuchen. F_1 (1909) bestand ebenfalls ausschließlich aus ganz normalen Pflanzen. Von diesen F_1-Pflanzen wurden zwei zu Stammpflanzen gemacht, d. h. sie wurden geselbstet, und Samen von ihnen wurden 1910 ausgesät. Die eine von diesen Pflanzen gab ebenfalls eine Nachkommenschaft mit ausschließlich normalen Blüten, die andere, die wir „Pflanze X“ heißen wollen, aber gab eine Deszendenz, die aus 135 normalen Pflanzen und aus 46 mit dieser neuen sonderbaren Blütenform bestand. Ganz zweifellos liegt hier eine Mendelspaltung vor. 135 : 46 ist fast genau das Verhältnis 3 : 1, und zwar müssen die Individuen mit der neuen Blütenform einen Faktor — heißen wir ihn einmal **K** — nicht haben, der in den normal blühenden Individuen enthalten ist. Die Mutterpflanze dieser Generation, die „Pflanze X“, muß also **Kk** gewesen sein.

Fig. 138. *Antirrhinum majus var. globosa.*

Zweig mit zahlreichen rein weiblichen Blüten, der an Stelle einer normalen Einzelblüte gebildet wird, bei a das Hochblatt, in dessen Achsel bei *Antirrhinum* sonst eine Blüte inseriert ist.

In entsprechender Weise sind in meinen *Antirrhinum*-Kulturen sehr zahlreich Mutanten entstanden. Einige davon sind in Fig. 139 bis 141 dargestellt.

Als Homozygoten aufgefundene Mutanten besitze ich ebenfalls, aber immerhin ist doch die Häufigkeit der als Heterozygoten gefundenen sehr viel größer. Unter je 1000 *Antirrhinum*-Sämlingen sind nach meinen Beobachtungen wenigstens 2 heterozygotisch mutierte aber nur

a b

Fig. 139. a *Antirrhinum majus var. choripetala*; b *A. majus var. reflexa.*

0,05 homozygotisch mutierte. Als homozygotische Pflanze ist z. B. die in Fig. 139 a abgebildete *Antirrhinum*-Rasse aufgetreten.

Weitere Einzelheiten über das Auftreten von diesen Mutationen dieser Kategorie mitzuteilen, ist wohl nicht nötig.

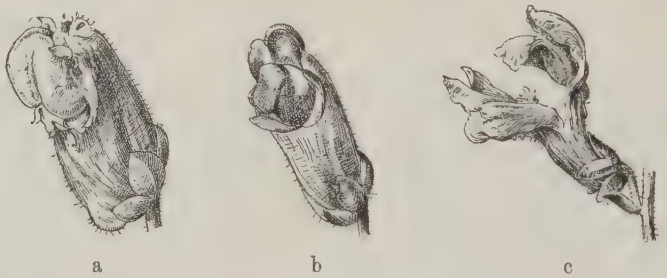
Wesentlich ist für diese Kategorie:

1. daß sie in allen bisher bekannten Fällen auf dem Entstehen eines mendelnden Grundunterschiedes beruhen, und

2. daß, wenn die Mutation in einer diploiden Zelle erfolgt, im allgemeinen immer nur der eine der beiden darin vereinigten Haplonten mutiert wird. Die beiden in einem Diplonten vereinigten Idioplasmen sind also in dieser Hinsicht **sehr** weitgehend unabhängig voneinander.

Fig. 140. *Antirrhinum majus var. graminifolia.* Blüte von der Seite, von oben und unten gesehen.

Es ist selbstverständlich denkbar, daß einmal gleichzeitig zwei verschiedene Mutationen sich in einem Chromosomen abspielen, und es ist auch denkbar, daß durch einen Zufall dieselbe Mutation in den beiden, in einem Diplonten vereinigten Haplonten auftritt, aber das ist



a b c

Fig. 141. Blüten von: a *A. majus var. acroxantha*, b *A. majus var. flexuosa*, c *A. majus var. salviaeflora.*

dann nur ein äußerst seltenes zufälliges Zusammentreffen von zwei voneinander unabhängigen Prozessen.

Nicht für wesentlich halte ich dagegen die Feststellung, daß die Mehrzahl dieser Mutationen sich bei Kreuzung mit der Stammsippe als rezessiv erweist. Ich habe bei *Antirrhinum* jedenfalls auch einige ganz sichere und klare Fälle von dominanten Mutanten dieser Kategorie gefunden und ebenso haben MORGAN und seine Mitarbeiter für *Drosophila* schon eine große Zahl von dominanten Mutanten beschrieben.

Mutationen dieser Kategorie sind, wie gesagt, bei Pflanzen und Tieren in großer Zahl bekannt, man stößt auf sie, sobald man mit irgend einem Versuchstier oder einer Versuchspflanze in größerem Maßstabe zu arbeiten beginnt. Auf Mutationen dieser Kategorie geht wohl ein großer Teil der Grundunterschiede zurück, die in immer wieder anderen Kombinationen der großen Mannigfaltigkeit der Rassen unserer Kulturpflanzen und Haustiere zugrunde liegen.

Wie häufig diese Mutationen sind, ist schwer zu sagen, weil von vornherein zu erwarten ist, daß wir die meisten Mutationen sogar auch in den Stammbaumzuchten unserer bestuntersuchten Versuchstiere oder -pflanzen, gar nicht als solche erkennen. Wir müßten, um alle auftretenden Mutanten zu finden, ganz besondere, bisher noch nie verwirklichte Versuchsanstellungen treffen. Ich komme auf diese Frage später in Vorlesung XVIII nochmals zurück.

Theoretisch von großer Wichtigkeit ist, daß wir bei allen unseren Versuchspflanzen und Versuchstieren stets ganz merkwürdige „homologe Reihen" von Mutationen beobachten. Dieselbe Mutation, die wir bei einer Art kennen, tritt in durchaus homologer Weise auch auffallend häufig bei verwandten Arten auf.

Es ist kein Zweifel, daß die in Vorlesung VII S. 124 geschilderten Grundunterschiede, welche die Haarfarbe der Kaninchen bestimmen, auf je eine Mutation unserer Kategorie 2 zurückzuführen sind. Genau die homologen Grundunterschiede finden wir nun aber auch bei den andern zu Versuchen benutzten Nagern, ja sogar auch noch bei ganz andern Säugetieren, so den Hunden und Ziegen z. B. Wir kennen ganz so wie bei den Kaninchen auch weiße, gelbe, hell- und dunkelbraune, blaue, schwarze, schwarzlohfarbige, wildfarbige usw. Mäuse, Hunde und Ziegen.

Es scheint also, daß das „Musterlager" der möglichen Mutationen der Kategorie 1 irgendwie beschränkt ist, d. h. daß stets bestimmte Mutationen in ganz homologer Weise bei ganz verschiedenen in einen gewissen Verwandtschaftskreis gehörenden Organismus besonders häufig auftreten.

Ich bin fest überzeugt, daß, wenn wir heute irgend einen wilden Nager, etwa die Feldmaus *(Microtus arvalis)* in größerem Maßstabe in Kultur nehmen, daß wir dann nach einer Reihe von Jahren im wesentlichen ganz die gleichen verschiedenen Farbenrassen, weiß, schwarz, blau, schwarzlohfarbig usw. durch Mutationen bekommen werden, die wir heute für Kaninchen, Mäuse usw. schon kennen.

Die Regel, daß immer dieselbe, homologe Reihe von Mutationen gefunden wird, gilt freilich nicht ausnahmslos, wir kennen z. B. bei den Kaninchen Grundunterschiede — z. B. den, der die „Russen"-Färbung

bedingt — für welche wir bei den Mäusen noch nichts Homologes gefunden haben. Es ist aber wahrscheinlich, daß früher oder später auch „russisch gefärbte" Mäuse einmal auftreten werden. Im großen und ganzen gilt jedenfalls die Regel, daß wir „homologe Reihen" von Mutationen bei miteinander verwandten Organismen vorfinden.

Das gilt auch für Pflanzen. Man kennt z. B. fast von jedem in größerem Umfange kultivierten Laubbaum eine Trauerrasse *(var. pendula)*, eine Pyramidenrasse *(var. fastigiata, var. pyramidalis* usw.*)*, eine geschlitztblätterige Rasse *(var. laciniata)*, eine schmalblätterige Rasse *(var. lorea, var. graminifolia* usw.*)*, eine Rasse mit schüsselförmigen Blättern *(var. cucullata)*, eine Rasse mit krausen Blättern *(var. crispa)*, eine Rasse mit roten Blättern *(var. sanguinea, var. atropurpurea* usw.*)*.

Wie dieses eigentümliche „homologe Mutieren" zu erklären ist, weiß man nicht. Es liegt natürlich nahe, an Analogien aus der Chemie zu denken. Wir haben dort ganz ähnliche „homologe Reihen", so als Abkömmlinge des

Methans: Chlormethyl, Methylalkohol, Formaldehyd, Ameisensäure.
Aethans: Chloraethyl, Aethylalkohol, Acetaldehyd, Essigsäure.
Propans: Chlorpropyl, Propylalkohol, Propionaldehyd, Propionsäure.

Ebenso, wie wir hier annehmen, daß homologe Veränderungen verschiedener Ausgangskörper dieser homologen Reihen zugrunde liegen, ebenso müssen wir wohl auch annehmen, daß homologe Veränderungen im Bau der Chromosomen, bei den Organismen den homologen Mutationen zugrunde liegen.

Über die Ursachen der Mutationen dieser Kategorie 1 weiß man nichts. Die große Mehrzahl tritt „spontan" d. h. ohne bekannte Ursache auf.

Eine **dritte Kategorie** von Mutationen bildet die bisher nur von höheren Pflanzen bekannte Entstehung von weiß—grün gescheckten aus rein grünblätterigen Sippen, wobei die neu aufgetretene Buntblätterigkeit nur durch die Mutter weiter vererbt wird. Bei *Antirrhinum majus* ist diese Mutation die häufigste, unter rund 1000 bis 2000 Pflanzen einer sonst konstant grünen Sippe ist nach meiner Erfahrung mindestens eine derartige gescheckte — *albomaculata* — Pflanze. Das gleiche gilt für *Antirrhinum latifolium*, *Brassica oleracea*. Da fast in jedem größeren Bestande irgend einer Pflanzenart einzelne solche *albomaculata*-Pflanzen zu finden sind, z. B. in jedem großen Rübenfeld *(Beta vulgaris)*, ist anzunehmen, daß diese *albomaculata*-Rassen sehr häufig auch sonst neu entstehen. Worauf die Entstehung beruht, ist unbekannt.

Eine **vierte Kategorie** wird durch die merkwürdigen freilich noch wenig untersuchten Erscheinungen der Inkonstanz der *variegata*-Rassen von *Mirabilis* (CORRENS) und der „gestreift" blühenden Rassen von *Antirrhinum*, *Mirabilis* und vielen anderen Phanerogamen gebildet.

Betrachten wir zunächst die *variegata*-Sippen von *Mirabilis*, wo die Verhältnisse noch ziemlich einfach liegen: Von *Mirabilis* gibt es außer grünen und gelblich-grünen Rassen, die völlig konstant sind, auch Rassen mit grün-gelblichgrün-marmorierten Blättern.

Variegata-Individuen ergeben zwar im wesentlichen wieder *variegata*-Nachkommen, aber außerdem immer einzelne grüne Pflanzen. Ebenso entstehen auf allen *variegata*-Pflanzen immer einzelne rein grüne Äste.

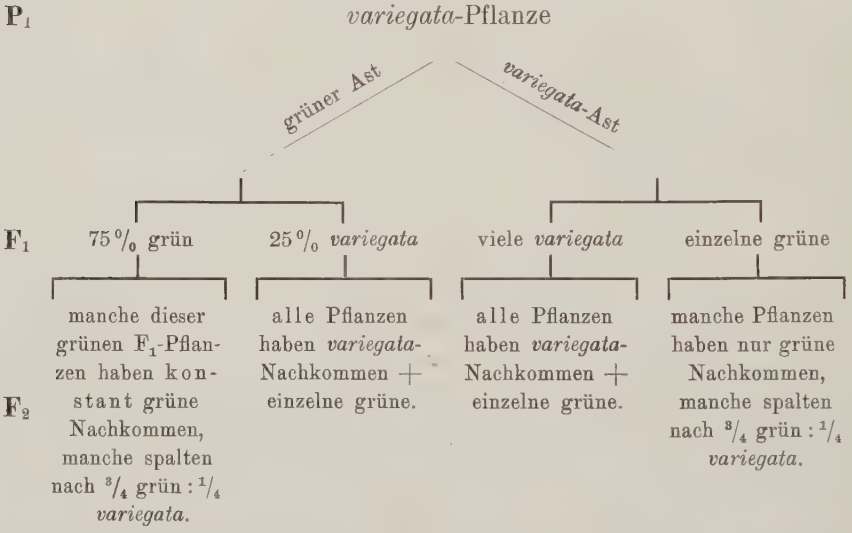
Kreuzt man eine *variegata*-Pflanze mit einer grünen, so ist F_1 grün und F_2 besteht aus rund $^3/_4$ grünen und $^1/_4$ *variegata*-blätterigen Pflanzen (mit einem kleinen Zuviel von grünen Pflanzen). Also grün × *variegata* mendelt regelrecht.

Sehr eigenartig ist nun aber das Verhalten der grünen Äste, die aus *variegata*-Pflanzen entstehen, und der grünen Nachkommen von selbsbefruchteten *variegata*-Pflanzen. Bestäubt man Blüten auf diesen Ästen mit eigenen Pollen, zieht also Nachkommenschaften von diesen grünen Ästen aus Selbstbefruchtung, so bekommt man immer teils grüne teils gescheckte Keimpflanzen und zwar im Verhältnis 3 : 1. Diese grünen Äste auf den *variegata*-Pflanzen verhalten sich demnach genau so, wie sonst Bastarde zwischen einer konstant grünen Sippe und einer *variegata*-Sippe, d. h. wie Pflanzen, welche den mendelnden Grünfaktor heterozygotisch enthalten. Diese grünen Äste sind nicht homozygotisch grün, sondern heterozygotisch.

Die vereinzelten grünen Nachkommen einer selbstbefruchteten *variegata*-Pflanze erweisen sich bei Weiterzucht zum Teil als homozygotisch grün, d. h. geben ihrerseits nur grüne Nachkommenschaft, zum Teil erweisen sie sich als Heterozygoten, spalten auf in grüne und *variegata*-Pflanzen. In Form eines Schemas stellt sich das Verhalten dieser *variegata*-Pflanzen dar, wie auf S. 326 angegeben.

Eine Deutung dieser Befunde ist vorläufig schwer zu geben. Man kann die Sache sich so vorstellen, daß wir es zu tun haben mit einer ursprünglich gelblichgrünen und einer grünen Rasse, die sich in einem Faktor unterscheiden, die gelblichgrüne Rasse heiße etwa **gg**, die grüne **GG**. Wenn man nun die Annahme macht, daß eine an sich gelblichgrüne Rasse die erbliche Eigenschaft hat, daß ständig einzelne von ihren Zellen zu **Gg** würden, so wäre der ganze Tatsachenkomplex erklärt. Die grünen Flecken der *variegata*-Pflanzen wären dann aufzufassen als Abkömmlinge je einer solchen zu **gG** gewordenen Zelle. Tatsächlich sind auch häufig die grünen Flecke einer *variegata*-Pflanze entwicklungs-

geschichtlich auf eine Ausgangszelle mit Sicherheit zurückführbar. Wenn in einer ursprünglich gelblichgrünen Pflanze immer einzelne Zellen grün werden und in ihrer vegetativen Deszendenz grün bleiben, muß eine gelblichgrün-grüngescheckte Pflanze sich ergeben, genau so wie sie in den *variegata*-Pflanzen vorliegen. Daß die Pflanze selber gelblichgrün-grüngescheckt ist, daß sie einzelne grüne Äste produziert, daß die grünen Äste bei Selbstbefruchtung eine Nachkommenschaft von 75% grünen, 25% *variegata*-Pflanzen ergeben, daß die in der Nachkommenschaft jeder *variegata*-Pflanze auftretenden grünen Pflanzen teils konstant grün sind, teils weiterhin in $^3/_4$ grün : $^1/_4$ *variegata* aufmendeln, ist alles auf Grund dieser Vorstellungsweise verständlich.



Correns selbst deutet seine Befunde etwas anders, ich will aber hier auf Einzelheiten nicht näher eingehen.

Eine in ihrem erblichen Verhalten sehr ähnliche Sippe von *Antirrhinum*, die grüngefleckt auf rein weißem Grunde ist, entstand in meinen Kulturen als Mutation der Kategorie 2.

Ganz entsprechend den *variegata*-Sippen verhalten sich die gestreift blühenden Sippen von *Mirabilis*. Alle gestreiften Pflanzen bilden einzelne rotblühende Äste, die weiterhin bei Selbstbefruchtung aufmendeln in $^3/_4$ rot : $^1/_4$ gestreift und alle gestreiften Pflanzen geben bei Selbstbefruchtung immer einzelne rote Nachkommen, die in ihrem ganzen Verhalten den grünen Nachkommen der *variegata*-Pflanzen völlig entsprechen.

Rassen mit rotgestreiften Blüten gibt es auch bei *Antirrhinum*, wir haben schon früher davon gehört (S. 186). Eine je nach ihrer übrigen

Erbformel irgendwie rot gefärbte Pflanze kann die rote Farbe statt gleichmäßig verteilt nur in einzelnen Flecken und Streifen zeigen. Eine genaue Untersuchung der Pflanzen zeigt, daß nicht bloß in der Blüte die Anthocyanbildung auf einzelne Flecken beschränkt ist, sondern die ganzen Pflanzen sind gefleckt. Anthocyan wird nicht bloß in der Blüte, sondern auch in der Epidermis der Laubblätter, besonders deutlich auf der Unterseite gebildet. Ob eine Pflanze rot oder rot gestreift blühen wird, kann man deshalb schon an ganz jungen Keimpflanzen erkennen, die einen haben gleichmäßig rote Blattunterseiten, die anderen rotgefleckte.

Die Flecken sind auch hier entwicklungsgeschichtlich ableitbar aus je einer Zelle. Eine ursprüngliche elfenbeinfarbige Pflanze, in der einzelne Zellen die Fähigkeit zur Anthocyanbildung plötzlich bekommen und auf ihre vegetative Deszendenz vererben, muß genau aussehen wie eine „gestreifte" Pflanze. Macht die einmal rot gewordene, oder besser gesagt, zu Anthocyanbildung befähigt gewordene Zelle noch eine große Zahl von Teilungen durch, so entsteht daraus ein großer Zellkomplex, d. h. ein großer roter Fleck, macht sie nur noch wenig Teilungen durch, so entsteht ein kleiner Fleck. Erfolgt die Umwandlung einer Zelle schon im Vegetationspunkt, so geht daraus ein ganzer roter Sektor und daraus unter Umständen ein ganzer roter Ast hervor.

Der ganze Aufbau der gestreiften *Antirrhinum*-Pflanzen, die Umgrenzung und Verteilung der Flecken ist derart, daß ich nicht daran zweifle, daß die eben geschilderte Auffassung richtig ist[1]).

Das, was vorhin nach den Untersuchungen von CORRENS für die Vererbungsweise der gestreift blühenden *Mirabilis* mitgeteilt wurde, gilt im wesentlichen auch für das Verhalten des gestreiften *Antirrhinum*, doch ist die Sachlage hier zunächst kompliziert dadurch, daß hier die Blütenfarbe in der Epidermis sitzt. Eine homogen rote Blütenfärbung sagt also bei *Antirrhinum* nicht, daß auch die subepidermale Zellschicht, aus der die Sexualzellen stammen (vergl. Vorl. XIII), homogen rot, oder besser gesagt, zur Anthocyanbildung befähigt ist. Damit hängt zusammen, daß gelegentlich homogen rotgefärbte Blüten oder Äste auf gestreiften Pflanzen eine gestreifte Nachkommenschaft ergeben. Diese Blüten oder Zweige sind dann offenbar Periklinalchimären mit „roter" Epidermis und „gestreiftem" Inneren.

Wir haben somit in dem gestreiften *Antirrhinum majus* eine Rasse vor uns, die dauernd rote Individuen mit einer gewissen Regelmäßigkeit aus sich entstehen läßt, die auch bei langdauernder Reinzucht nie konstant wird, so wie sonst alle anderen Farbenrassen konstant werden können.

---

[1]) Eine ausführliche Darstellung werde ich an anderer Stelle geben.

Man hat für solche unbeständige Rassen vielfach den Ausdruck „eversporting varieties“ gebraucht. Ich möchte den Ausdruck lieber vermeiden, weil auch ganz andere Dinge, so die ständig umschlagenden Rassen (wie *Dipsacus silvestris tortus*) (vergl. S. 30) und die ständig spaltenden Rassen, wie die „gefüllte produzierenden Levkoien“ (vergl. S. 183) mit diesem Ausdruck bezeichnet werden.

Analoge Fälle kennen wir heute schon in großer Zahl. Z. B nach den schönen Untersuchungen von EMERSON bei Mais. Ich besitze ferner z. B. eine ursprünglich durch eine Mutation der Kategorie 2 aus einer normalen Sippe entstandene[1]) rezessive Rasse von *Antirrhinum* mit rein weiblichen Blüten von ähnlichem Bau wie bei *A. majus var globosa*. Diese neue Rasse heiße ich *A. majus var. globifera*.. Genetisch ist sie trotz äußerlicher großer Ähnlichkeit etwas ganz anderes als die *globosa*-Sippe; *globifera* bestäubt mit Pollen aus den gelegentlich auf *globosa* gebildeten Antheren gibt in F_1 völlig normalblütige Pflanzen und in F_2 eine Aufspaltung in **9** normal : **4** *globosa* + *globifera* + *globoso-globifera*[2])!

Diese *globifera*-Sippe schlägt ganz wie ein gestreiftes *Antirrhinum* nun ebenfalls vegetativ immer in einzelnen Blüten und in ganzen Zweigen zum Normaltyp zurück, nur sind hier im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der gestreiften Sippe, die Rückschlagssprosse homozygotisch normal. Eine ähnliche inkonstante Sippe kennen wir auch für *Drosophila*. Sippen, die homozygotisch bandäugig sind (dominante Mutation!) lassen sehr häufig wieder normaläugige Tiere aus sich hervorgehen.

Eine **fünfte Kategorie** von Mutationen beruht darauf, daß Individuen entstehen, die gegenüber der Ausgangsrasse eine veränderte, meist vervielfachte Chromosomenzahl aufweisen. Eine ausgesprochene Riesenform von *Oe. Lamarckiana*, die *Oe. Lam. gigas*, hat doppelt so viele Chromosomen (haploid 14, diploid 28) als *Oe. Lamarckiana* (haploid 7, diploid 14) (Fig. 142). Die ähnliche Mutante *Oe. Lam. semigigas* endlich hat statt 14 Chromosomen 21 im Diplonten. Man hat lange gezweifelt, ob die veränderte Chromosomenzahl wirklich die Ursache der veränderten Eigenschaften der Mutanten sei, oder ob die veränderte Chromosomenzahl auch nur eine Äußerung, auch nur eine Folge der idioplasmatisch vielleicht ganz anders bedingten Mutation sei. Vielleicht sind beide Anschauungen richtig, d. h. in dem einen Falle gilt die eine, im andern Falle die andere Deutung.

[1]) Die Mutation trat zuerst heterozygotisch in einem Individuum auf.

[2]) Diese letzteren drei Sorten von Pflanzen sind morphologisch so ähnlich und transgredierend, daß sie in F_2 nicht getrennt gezählt werden können.

Jedenfalls ist es mehrfach gelungen, künstlich Sippen zu machen, die mehr Chromosomen haben als die Stammrasse. Dabei hat sich gezeigt, daß durch eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stets auch eine Änderung in den Eigenschaften des ganzen Organismus bedingt wird.

Einen Weg zur künstlichen Erzeugung von Sippen mit vervielfachter Chromosomenzahl haben für die Laubmoose EL. und EM. MARCHAL gezeigt. Bei den Laubmoosen entsteht, wie wir früher schon besprochen haben (S. 170 Fig. 157), aus der Spore ein (haploider) Vorkeim (Protonema) und daraus unmittelbar durch Sprossung die (ebenfalls haploide) Moospflanze. Die Moospflanze trägt die Sexualorgane (Archegonien und Antheridien), in diesen entstehen die Eizellen und Spermatozoiden. Aus der befruchteten Eizelle entsteht das als „Moosfrucht" oder „Sporogon" bezeichnete Gebilde, das in Wirklichkeit der Moos-Diplont ist, der hier gewissermaßen als ein Parasit im Moos-Haplonten wächst. Wenn

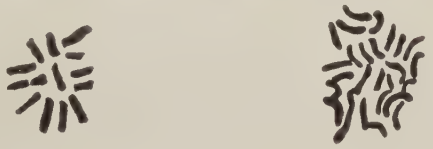


Fig. 142. Chromosomensätze von *Oenothera Lamarckiana*.
a Gewöhnlicher Diplont, b *Oe. Lam. gigas*.

man nun junge Moos-Diplonten in Stücke schneidet, so regenerieren sie sehr leicht, es gehen aus dem Wundkallus zunächst ein Protonema und aus diesem dann Moospflanzen hervor. Während aber sonst das Protonema und die Moospflanzen haploid sind, haben das so künstlich aus dem diploiden Sporongon erzeugte Protonema und die daraus sprossenden Moospflanzen die diploide Chromosomenzahl. Ebenso haben auch die auf diesen diploiden Moospflanzen entstehenden Geschlechtszellen die diploide Chromosomenzahl, und aus deren Vereinigung entsteht ein tetraploides Sporogon. In diesem findet bei der Sporenbildung eine Reduktionsteilung statt, und man kann aus den so erhaltenen diploiden Sporen diese neue Moosrasse mit der verdoppelten Chromosomenzahl weiter ziehen und beliebig vermehren.

Diese Moosrassen mit der verdoppelten Chromosomenzahl sind deutlich von der Normalrasse verschieden, vor allem sind die ganzen Pflanzen größer, aber auch in der Form zeigt sich eine ganze Reihe von Unterschieden.

Einen andern Weg, Sippen mit vermehrter Chromosomenzahl auch bei Phanerogamen künstlich herzustellen, hat H. WINKLER gezeigt.

In tierischen sowohl wie in pflanzlichen Gewebezellen finden wir häufig Zellen mit überzähligen Chromosomen und auch mit vervielfachten Chromosomensätzen. WINKLER konnte zeigen, daß Adventivsprosse aus dem Wundkallus von Tomaten *Solanum lycopersicum* und ebenso von Nachtschatten *Solanum nigrum* gelegentlich ebenfalls veränderte Chromosomenzahlen aufweisen, er erhielt mehrfach, von Tomate sowohl wie von Nachtschatten, Sprosse und daraus ganze Pflanzen mit verdoppelter Chromosomenzahl. Der Nachtschatten hat für gewöhnlich haploid 36, diploid 72 Chromosomen, die neu erzeugte *„gigas"*-Sippe hat entsprechend 72 und 144.

Mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl geht eine Vergrößerung aller Zellen und damit auch aller Organe der ganzen Pflanze einher, ebenso aber auch eine Reihe von kleinen Änderungen in der Form. Die *gigas*-Nachtschatten sind — wenn auch viel schlechter als normale Sippen — fertil, und die Sämlinge — bei Bestäubung durch *gigas*-Pollen — sind alle wieder *gigas*-Pflanzen. Insofern verhält sich diese künstlich erzeugte *gigas*-Rasse ganz wie die spontanen *gigas*-Mutanten bei *Oenothera Lamarckiana* und anderen *Oenothera*-Arten.

Derartige Störungen in den Zahlenverhältnissen der Chromosomen und zwar Verdoppelung des ganzen Chromosomensatzes (Tetraploidie) ferner Entstehung von triploiden Organismen oder auch von Individuen mit einzelnen überzähligen Chromosomen scheinen doch recht häufig vorzukommen. Besonders stark neigt nach den wichtigen Untersuchungen von BLAKESLEE der Stechapfel *(Datura strammonium)* zu derartigen Mutationen, während gerade bei dieser Pflanze die sonst so häufige, vorhin besprochene zweite Kategorie von Mutationen auffällig selten ist.

So hat BLAKESLEE im Laufe seiner so außerordentlich erfolgreichen und wichtigen Versuche mit dieser haploid **12**-chromosomigen Art nicht bloß triploide (36 Chromosomen) und tetraploide (48 Chromosomen) Individuen gefunden, sondern auch eine lange Reihe von Typen, welche im übrigen diploid sind, aber ein Chromosom überzählig haben, also 25 Chromosomen aufweisen. Je nachdem, welches von den 12 haploiden Chromosomen in der diploiden Pflanze noch einmal als „überzählig" vorkommt, ist das Aussehen dieser so bedingten Mutanten verschieden. Es ist BLAKESLEE gelungen, alle 12 überhaupt möglichen derartigen Mutationstypen auch aufzufinden.

Ferner fand BLAKESLEE nun aber auch die entsprechende Serie von Mutanten, welche tetraploid + ein überzähliges Doppelchromosom waren, ferner Mutanten mit diploidem Satz, die aber dazu jeweils eines der 12 Chromosomen noch zweimal überzählig enthielten.

Diese Arbeiten sind so wichtig, daß jeder, der sich etwas näher mit dem Mutationsproblem beschäftigen will, diese bahnbrechenden

Untersuchungen im Original lesen muß. Ich muß es mir versagen, in dieser „Einführung“ noch weiter darauf einzugehen.

Eine ziemlich große Rolle scheinen nach den Untersuchungen von DE MOL Mutationen dieser Kategorie auch in der Gattung *Hyacinthus* zu spielen.

Von ganz besonderem Interesse sind ferner auch Beobachtungen über Sippen mit von der Norm abweichenden Chromosomensätzen, die BRIDGES bei *Drosophila* hat machen können.

Drosophila melanogaster hat, wie wir früher schon gehört haben, haploid 4 Chromosomen (Fig. 143) die auch in der Form und Größe untereinander deutlich verschieden sind. Besonders ein Chromosom — Nr. IV in der Terminologie der MORGAN-Schule — ist sehr klein, enthält relativ wenig Chromomeren und es sind auch nur wenige Faktoren bekannt, die in ihm lokalisiert sind.

Gelegentlich entstehen nun Individuen, welche dieses eine IV. Chromosom nur einmal haben, also statt **8** nur **7** Chromosomen in ihren diploiden Kernen enthalten. Diese „Haplo-IV“-Tiere (Fig. 144) sind deutlich von den normalen (Fig. 143) verschieden, sie sind etwas kleiner, etwas blasser gefärbt, zeigen die Dreizackzeichnung auf dem Thorax stärker ausgesprochen usw.

Die Rückkreuzung von Haplo-IV-Individuen mit der Normalrasse gibt, wie zu erwarten, normale und Haplo-IV-Tiere im Verhältnis **1 : 1**.

Individuen, die in einem der anderen Chromosomen (I—III) haploid, im übrigen aber diploid sind, kennt man bei *Drosophila* noch nicht, vielleicht sind sie überhaupt nicht lebensfähig.

Auch Vermehrung der Chromosomenzahl ist bei *Drosophila* gefunden worden und zwar ist es hier möglich, mikroskopisch sowohl wie durch Kreuzungsversuche genau festzustellen, welche Chromosomen mehr als diploid vorhanden sind. Gerade aus diesem Grunde sind diese ganz oder teilweise triploiden Fliegen auch so besonders interessant. Wichtig ist zunächst folgende Beobachtung:

Individuen, welche völlig triploid sind und dabei auch **3 X**-Chromosomen haben, sind völlig normale Weibchen, und nur in allen Teilen ein wenig größer als gewöhnliche diploide Weibchen (Fig. 145). Ferner: Tiere, welche ebenfalls triploid sind, aber **2 X**- und **1 x**-Chromosom haben, sind eigenartige, intersexuelle Tiere, welche sehr an GOLDSCHMIDTS früher (S. 223) besprochene intersexuelle *Lymantria* erinnern. Diese Beobachtung ist theoretisch von Interesse: Obschon diese Tiere zwei **X**-Chromosomen enthalten, sind sie keine Weibchen und aber ebensowenig Männchen, was man erwarten könnte, weil sie auch ein **x**-Chromosom enthalten. Man muß daraus, daß diese **XXx**-Tiere intersexuell sind, wohl den Schluß ziehen, das es gerade das quantitative Verhältnis

Fig. 143. Normales Weibchen von *Drosophila* nach BRIDGES. Rechts oben seine Chromosomen.

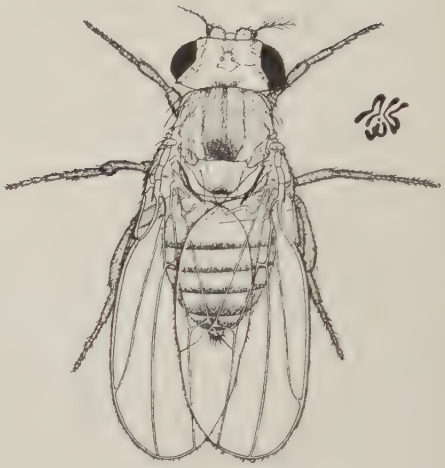


Fig. 144. „Haplo-IV"-Weibchen von *Drosophila* nach BRIDGES. Rechts oben seine Chromosomen.

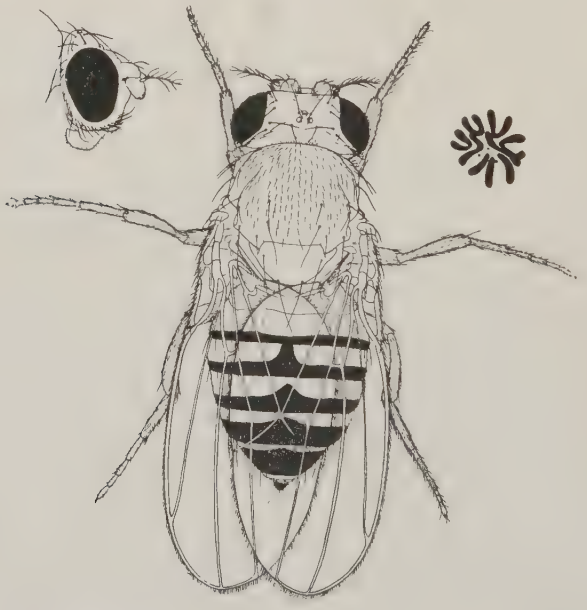


Fig. 145. Triploides Individuum von *Drosophila* mit 3 X-Chromosomen nach BRIDGES. Rechts oben seine Chromosomen.

1 X : 1 x ist, welches normale Männchen bedingt. Tiere mit dem Verhältnis **2 X : 1 x** sind intersexuell.

Diese intersexuellen *Drosophila*-Individuen zeigen auch sonst noch manche Besonderheiten, sie sind beträchtlich größer, haben eingekerbten Flügelrand usw.

Ähnlich wie bei *Datura* sind auch Individuen, welche zu einem im übrigen normalen diploiden Chromosomensatz einzelne Chromosomen überzählig noch ein drittes Mal enthalten, bei *Drosophila* gefunden worden. So sind z. B. diploide Tiere mit einem dritten **X**-Chromosom „Überweibchen" (Superfemals) sehr weibchenähnlich aber steril infolge von abnormen Ovarien. Es ist also für das Zustandekommen eines normalen, funktionsfähigen Weibchens offenbar auch erforderlich, daß zu jedem **X**-Chromosom ein kompletter zugehöriger Satz der übrigen Chromosomen vorhanden ist, denn wir hatten ja eben gehört, daß völlig **trip**loide Tiere mit drei **X**-Chromosomen regelrechte Weibchen sind. **di**ploide Tiere aber mit drei **X**-Chromosomen sind sterile „Überweibchen". Also auch hier wieder ist das quantitative Verhältnis der verschiedenen Chromosomen von ausschlaggebender Wichtigkeit.

Ebenso wie „Überweibchen" gibt es bei *Drosophila* auch „Übermännchen", doch es würde zu weit führen, auch auf alle diese noch völlig im Fluß befindlichen Dinge hier näher einzugehen.

Als eine **sechste Kategorie** von Mutationserscheinungen wollen wir vorläufig die Mutationen zusammenfassend besprechen, die bei nur ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Bakterien und Pilzen gefunden worden sind.

Sehr lehrreiche Versuche mit einem Fadenpilz *(Aspergillus niger)* hat z. B. Frl. E. SCHIEMANN ausgeführt, es gelang hier, durch Einwirkung von sehr hohen Temperaturen und von Giftlösungen auf reine, von einer Ausgangszelle stammende Kulturen das Auftreten von weiterhin bisher schon über ein Jahrzehnt konstant bleibenden, sehr deutlich von der Ausgangsrasse verschiedenen Rassen zu erzielen.

Versuche mit Bakterien, *Bacillus prodigiosus* u. a., die z. B. WOLF ausgeführt hat, haben ergeben, daß es hier ebenfalls möglich ist, durch verschiedene Außeneinwirkungen, Behandlung der Kultur mit schwachen Giftlösungen usw., Mutationen auszulösen.

Bei allen Versuchen mit Bakterien und vielleicht auch bei dem sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden *Aspergillus niger* muß freilich mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß diese „Mutationen" ganz oder teilweise keine Mutationen in unserem Sinne, sondern „induzierte Modifikationen" sind (S. 57).

Um induzierte Modifikationen handelt es sich auch sehr wahrscheinlich bei der großen Mehrzahl der sonst als „Mutationen“ bei den Bakterien beschriebenen Erscheinungen, so, um nur ein Beispiel herauszugreifen, bei den Mutationen des *Bacterium coli mutabile*, das in den letzten Jahren so viel genannt worden ist. Es ist wohl gut, zunächst die Tatsachen mitzuteilen: Es gibt Rassen von *Bact. coli*, die nicht befähigt sind, Milchzucker durch Laktaseproduktion zu vergären, aber wenn man diese Rassen — auch einzelne Klone, d. h. Ein-Zell-Kulturen — auf Milchzucker-haltigen Nährböden zieht, bekommen sie nach kurzer Zeit die Fähigkeit, Laktase zu bilden und Milchzucker zu vergären. Man kann, wie Neisser und Massini, R. Müller, Burk, Baerthlein u. a. gezeigt haben, das Auftreten der Laktase bildenden Individuen leicht demonstrieren, wenn man eine Kultur des *Bact. coli mutabile* auf einem neutralen Nähragar zieht, der Fuchsin und Milchzucker enthält („Endo-Agar“). Bakterienkolonien, die Laktase erzeugen und deshalb aus Milchzucker Milchsäure bilden, färben den Agar in ihrer Nähe rot. Überträgt man *Bact. coli mutabile* frisch auf Endo-Agar (am besten durch Impfen in den noch flüssigen Nährboden, so daß isolierte Kolonien entstehen), so sind die Kolonien zunächst alle weiß (keine Laktasebildung), später treten in den Kolonien einzelne Individuen und davon abstammende Sekundärkolonien („Knöpfe“) auf, welche Laktase bilden und den Agar rot färben. Isolierte Individuen aus solchen roten „Knöpfen“ behalten die Fähigkeit zur Laktasebildung bei, diese bilden auf Endo-Agar nur rote Kolonien. Die Fähigkeit, Laktase zu bilden, wird aber weiterhin nicht konstant vererbt, es treten in den Laktase bildenden Stämmen immer einzelne Individuen und daraus hervorgehende Kolonien auf, welche keine Laktase bilden, und wenn man einen Laktase bildenden Stamm auf karbolhaltigen Nährböden zieht, verlieren alle Zellen sehr rasch die Fähigkeit zur Laktasebildung.

Analoge Veränderungen sind in den letzten Jahren in großer Zahl für Bakterien beschrieben worden.

Ebenso wie in unserem Beispiele das Auftreten und Wiederverschwinden der Laktasebildung beobachtet worden war, traten in andern Fällen andere neue für längere Zeit bestehende Eigenschaften bei Bakterien auf. So bekam ein Stamm von Paratyphus-Bakterien, der auf Malachitgrün-haltigem Nährboden kultiviert war, die Fähigkeit zur Rohrzucker-Vergärung.

Aus der Harnblase eines Diabetikers, der an Pneumaturie (Gärung des zuckerhaltigen Harnes in der Harnblase) litt, war ein Bakterienstamm isoliert, der Zucker vergärte, später hörte die Pneumaturie auf, und die Untersuchung des Urins ergab zwar noch immer Bakterien in der Harnblase, die mit den früher isolierten übereinstimmten, aber keinen

Zucker vergärten. Aus diesen nicht gärungsfähigen Bakterien entstanden dann aber später in Reinkulturen ganz analog wie aus *Bact. coli mutabile* wieder gärungsfähige Stämme und auch in der Blase des betreffenden Patienten schien sich ein analoger Prozeß abgespielt zu haben, die Pneumaturie trat später wieder auf.

So wie in diesen Beispielen die Gärfähigkeit, so war in anderen Fällen die Resistenz gegen Antitoxine veränderlich, und es spielen zweifellos diese induzierten Modifikationen, Dauermodifikationen, oder wie man diese Dinge sonst heißen will, eine große Rolle in der Lehre von den bakteriellen Infektionskrankheiten. Eine genauere Untersuchung aller dieser Bakterienmutationen ist von großem theoretischen und praktischen Interesse, nur muß man sich hüten, diese Vorgänge mit den sonst als Mutationen bei den höheren Organismen bezeichneten Erscheinungen zu identifizieren oder gar Schlüsse von dem einen auf das andere zu ziehen, etwa daraus, daß diese „Mutationen" leicht künstlich auslösbar sind, das gleiche generell von den übrigen vorläufig ebenso genannten andern Vorgängen auszusagen.

Über die „Mutationen" einer weiteren, **siebenten Kategorie** können wir uns sehr kurz fassen.

Es ist zunächst durch die Versuche von O., G. und P. Hertwig festgestellt, daß es möglich ist, Keimzellen, z. B. Spermatozoiden des Frosches durch Giftlösungen gerade eben soweit zu schädigen, daß sie noch imstande sind, die Befruchtung zu vollziehen, aber dann keine normalen, sondern verbildete, großenteils früh absterbende Embryonen ergeben. Ob auf diesem Wege aber weiterhin erbliche Mißbildungen erzielt werden können, ist noch nicht entschieden. Etwas weiter sind in dieser Hinsicht Versuche gediehen, die Stockard über den Einfluß von Alkoholvergiftung auf die Nachkommenschaft von Meerschweinchen angestellt hat.

Stockard ließ seine Meerschweinchen regelmäßig Alkoholdämpfe einatmen und erzielte so sehr hochgradige chronische Alkoholvergiftungen. Die mit Alkohol vergifteten Meerschweinchen haben eine stark geschwächte Fortpflanzungsfähigkeit, von 41 Paarungen zwischen schwer alkoholischen Tieren gaben 20 einen frühen Abort, 4 gaben nur totgeborene Junge, und die übrigen gaben zusammen noch weitere 8 totgeborene und 12 bald nach der Geburt gestorbene Junge, nur 14 lebende Junge waren das Ergebnis der 41 Paarungen, während zum Vergleich vorgenommene 90 Paarungen gesunder Tiere insgesamt 99 lebende Junge ergeben hatten. Die Nachkommen der alkoholisierten Tiere waren teil-

weise schwächlich und verbildet. Diese „zweite Generation“ wurde nun nicht weiter mit Alkohol behandelt. Trotzdem ergaben 95 Paarungen von Tieren dieser zweiten Generation untereinander wiederum sehr viele Aborte und totgeborene Junge und im ganzen nur 52 überlebende Junge, die wieder großenteils stark pathologisch waren, d. h. allerhand Mißbildungen aufwiesen. Auch noch in der nächsten Generation ist die Wirkung der Alkoholvergiftung der Urgroßeltern deutlich nachweisbar. Es muß also durch den Alkohol doch wohl das Idioplasma irgendwie dauernd geschädigt worden sein, und diese Schädigung äußert sich darin, daß die Lebensfähigkeit der Sippe herabgesetzt ist und daß eine große Neigung zur Ausbildung der allerverschiedenartigsten Mißbildungen besteht.

Vielleicht gehören auch die schon früher (S. 63) besprochenen durch Antigene hervorgerufenen eigenartigen erblichen Variationen, die Guyer und Smith gefunden haben, in diese Gruppe von „Mutations“-Erscheinungen.

Ob man derartige Idioplasmastörungen zweckmäßig als „Mutationen“ bezeichnet, mag dahingestellt bleiben, mit den übrigen als Mutationen bezeichneten Vorgängen haben sie nur wenig gemeinsam.

Daß aber überhaupt das Wort „Mutation“ heute nur noch ein Sammelname für eine lange Reihe gänzlich heterogener Erscheinungen darstellt, wurde schon zu Anfang dieser Vorlesung betont. Erbliche Variationen, die nicht bloße Kombinationen darstellen, gibt es eben offenbar sehr vielerlei Art. Eine genaue Gruppierung und Klassifizierung wird, wie vorhin schon gesagt worden ist, erst dann möglich, wenn wir die allem dem zugrunde liegenden einzelnen zytologischen Vorgänge besser als heute übersehen. Dazu werden wir aber wohl erst in einigen Jahren imstande sein.

Diese eben aufgezählten sieben gänzlich verschiedenartigen Kategorien erblicher Variation, die alle unter der Sammelbezeichnung „Mutation“ gehen, sind durchaus nicht die einzigen bisher bekannten. Es ließen sich schon heute mehrere weitere Kategorien unterscheiden, doch handelt es sich meist um noch recht wenig bekannte Vorgänge, auf die deshalb hier nicht näher eingegangen werden soll. Nur auf die höchst eigenartigen Speltoid-Mutationen, die Nilsson-Ehle und Lindhard bei Weizen eingehend untersucht haben, sei auch hier wenigstens noch kurz hingewiesen, sie bilden ganz offenbar eine eigene neue Kategorie von Mutationen, deren weiteres Studium vielleicht Schlußfolgerungen von großer Tragweite ermöglicht.

Im Anschluß an dieses Kapitel sind vielleicht auch noch ein paar Worte darüber am Platze, inwiefern bei der Differenzierung von Gewebezellen diese selbst gewissermaßen „mutativ" d. h. in ihrem Idioplasma verändert werden. Wir wissen freilich über diese Frage noch recht wenig.

Bei einfach organisierten niederen Pflanzen und Tieren bleibt auch in den spezialisierten Gewebezellen das Idioplasma selbst unverändert. Man kann z. B. eine Assimilationszelle einer Armleuchteralge (Nitella) dadurch, daß man sie aus ihrem Gewebeverband löst, zu Wachstum und Teilung und weiterhin zur Erzeugung einer ganzen neuen Pflanze anregen. Dieser Versuch ist zwar für etwas höher organisierte Organismen, etwa die Laubmoose, noch nicht gelungen, wenn man als Ausgangsmaterial eine einzelne Zelle benutzt, aber man kann doch schon ganz kleine Zellgruppen, also kleine Gewebestückchen leicht in entsprechender Weise regenerieren lassen, und so ebenfalls den Nachweis erbringen, daß die ganze hier doch schon recht weitgehende Spezialisierung der Gewebezellen gewissermaßen nur eine „Modifikation" darstellt.

Bei noch stärkerer Spezialisierung, z. B. bei vielen Gewebezellen der Phanerogamen ist die Regenerationsfähigkeit ganz oder teilweise verloren, es ist wenigstens bisher noch nicht gelungen, etwa eine Palisadenzelle oder eine isolierte Gruppe von solchen dazu zu bringen, daß sie aus sich wieder die ganze Pflanze neu entstehen läßt. Es sprechen aber doch sehr viele Beobachtungen aus der Regenerationslehre dafür, daß auch derartige Gewebezellen noch ein im wesentlichen intaktes Idioplasma haben.

Gewebezellen wie Siebröhren, Geleitzellen und Drüsenzellen der Blütenpflanzen oder wie Muskelfasern, Ganglienzellen, Drüsenepithel usw. der höheren Tiere dürften aber wohl auch in ihrem Idioplasmabestand stark verändert sein. Alle diese Fragen könnten natürlich nur durch systematische Regenerationsversuche, Kulturen von isolierten Gewebezellen und durch ähnliche Experimente gelöst werden, die alle von vererbungswissenschaftlichen Gesichtspunkten ausgehen müßten. Auf diesem Grenzgebiet von Entwicklungsmechanik und Vererbungswissenschaft bieten sich noch reiche Möglichkeiten zur Gewinnung von grundsätzlich wichtiger Erkenntnis.

Als ein ausgesprochen mutationsartiger Vorgang ist vielleicht die Entstehung vieler maligner Tumoren (Carcinomen, Sarkomen usw.) bei den höheren Tieren anzusprechen. Eine Drüsenepithelzelle, welche durch „vegetative Mutation" die Eigenschaft verliert, im Gewebeverband eine korrelative Wachstums- und Teilungshemmung zu zeigen, wird dadurch allein schon zum Ausgangspunkt einer bösartigen Geschwulst werden müssen. Doch auch auf diese Fragen kann hier nur gerade eben hingedeutet werden.

Vorlesung XVI

Die Wirkung der verschiedenen Kategorien der Variation auf die Beschaffenheit einer gegebenen „Population". — Die Wirkung von Auslesevorgängen.

Wir haben bis jetzt dreierlei grundsätzlich verschiedene Ursachen dafür kennen gelernt, daß die Vererbung keine vollkommene ist, sondern daß die Nachkommen sowohl untereinander als von den Eltern verschieden sind, d. h. „variieren". Es ist vielleicht zweckmäßig, wenn wir diese drei Hauptkategorien der Variation noch einmal einander gegenüberstellen. Wir hatten unterschieden:

1. Die Modifikationen

Die endgültige Ausgestaltung eines Organismus, seine äußerlich sichtbaren Merkmale, hängen sehr stark ab von den Außeneinflüssen, welche auf die Organismen einwirken, dafür haben wir zahlreiche Belege kennen gelernt. Wir haben gesehen, daß einfach dadurch, daß die einzelnen Geschwister nicht unter den gleichen Konstellationen von Außenbedingungen aufwachsen, schon mehr oder weniger große Unterschiede bewirkt werden. Daß dieses „Verschiedensein durch ungleiche Modifizierung" sehr oft eigenartige Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt, haben wir eingehend besprochen: Extrem in der einen Richtung modifizierte Individuen sind sehr selten und ebenso extrem in der anderen Richtung modifizierte, aber die ungefähr eine Mittelstellung einnehmenden Individuen sind besonders häufig, und je weniger extrem eine Modifikation ist, desto häufiger kommt sie vor, und zwar steigt die Häufigkeit in einer Kurve, die mit der Zufallskurve mehr oder weniger übereinstimmt. Alle diese Modifikationen sind nicht erblich, vererbt wird nur die für eine Sippe charakteristische Modifizierbarkeit.

2. Die Variationen durch Neukombination (Kombinationen)

Bei allogam sich fortpflanzenden Organismen kommt zu der eben genannten Ursache von Verschiedenheiten in der Nachkommenschaft eines Elternpaares nun noch eine zweite Ursache hinzu. Hier findet bei jeder Paarung eine mehr oder weniger komplizierte Neukombination von mendelnden Faktoren statt.

Fast jedes Individuum einer solchen Sippe ist in einer großen Zahl von Faktoren heterozygotisch. Das hat natürlich zur Folge, daß die einzelnen Geschwister, die aus einer Paarung hervorgehen, sehr verschiedene Erbformeln und dementsprechend ein ganz verschiedenes Aussehen, ganz verschiedene Eigenschaften haben. Mit jeder geschlecht-

lichen Fortpflanzung ist hier ein ständiges kaleidoskopartiges Entstehen und Vergehen von Kombinationen der vorhandenen Grundunterschiede verbunden. Da meist eine „Eigenschaft" von sehr zahlreichen Erbfaktoren beeinflußt wird, die sich ganz zufällig kombinieren, spiegelt auch sehr oft diese Kategorie von Variationen diese Zufallskurve wider. (Vorlesung VIII.)

3. Die Mutationen

Unter Mutation verstehen wir eine Veränderung des Idioplasmas, die nicht auf einer einfachen Bastardspaltung beruht, nicht bloß eine neue Kombination schon bestehender Grundunterschiede darstellt.

In Form eines Schemas können wir also diese drei Kategorien etwa folgendermaßen zur Darstellung bringen:

„Modifikationen"	**nicht erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe, verursacht dadurch, daß allerhand Außeneinwirkungen, Licht, Wärme, Ernährung usw. die einzelnen Individuen ungleich beeinflussen. Spiegeln häufig die Zufallskurve wider.	Diese drei Kategorien sind dem bloßen Aussehen nach nicht zu erkennen und zu unterscheiden. Worauf das „Variieren" irgend eines abweichenden Individuums beruht, ist meistens nur durch sorgfältige Vererbungsversuche feststellbar. Nimmt man nur solche Versuche als Kriterium für die Unterscheidung, dann ist die Trennung der drei Kategorien fast immer sicher durchführbar.
„Kombinationen"	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Sippe und auch zwischen den Nachkommen eines Elternpaares, verursacht durch Bastardspaltung und Neukombination der Erbeinheiten. Spiegeln häufig die Zufallskurve wider.	
„Mutationen"	**erbliche** Verschiedenheiten zwischen den Eltern und ihren Nachkommen — auch den vegetativ entstandenen — welche nicht auf Bastardspaltung beruhen, sondern welche andere Ursachen haben.	

Es ist nun die Frage, wie wirken diese drei Kategorien des Variierens auf die Beschaffenheit einer Population von Organismen ein?

Für die Modifikationen können wir uns ganz kurz fassen, wir hatten schon in den Vorlesungen III und IV gehört, daß die Modifikationen nicht erblich sind, daß durch sie eine dauernde, oder sich steigernde Änderung einer Rasse nicht erreicht wird. Trotzdem ist

unter Umständen die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Beschaffenheit einer Rasse sehr groß. Zwei erblich nicht verschiedene Sippen irgend einer Pflanzenart, deren eine im Tiefland, deren andere im Gebirge lebt, werden häufig ein so verschiedenes Aussehen haben, daß man sie für ganz verschiedene Arten halten könnte. Oder ein und dasselbe Volk wird, je nach dem Kulturzustand, in dem es lebt, körperlich und geistig sehr verschieden beschaffen sein können.

Dagegen haben wir für die anderen beiden Kategorien der Variation diese Fragen noch nicht berührt.

Die Hauptfrage lautet zunächst für die Variation durch Bastardierung etwa so:

Was wird aus einem Bestand von Bastarden, den wir sich selbst zur Vermehrung überlassen? Die Antwort ist sehr einfach, wenn es sich um eine normalerweise autogame Spezies handelt, Gerste z. B. oder Bohnen. Es werden dann nach wenigen Generationen die heterozygotischen Individuen prozentualiter sehr stark zurücktreten gegenüber den homozygotischen. Das rührt daher, daß die einmal abgespaltenen homozygotischen Individuen weiterhin konstant bleiben, während die Heterozygoten immer wieder aufspalten.

Nehmen wir einmal an, wir hätten einen in einem Faktor mendelnden Bohnenbastard zwischen einer schwarz- und einer weißsamigen Rasse, der sich ausschließlich autogam fortpflanzt. Wir wollen ferner die Annahme machen, daß jede Bohne in einer Generation 40 Nachkommen hätte. Die Zusammensetzung der verschiedenen Bastardgenerationen ist dann folgende:

	homozygotisch schwarz	homozygotisch weiß	Bastarde
F_1	—	—	**1** = 100 %
F_2	**10**	**10**	**20** = 50 %
F_3	400 + 200 = **600**	400 + 200 = **600**	**400** = 25 %
F_4	24000 + 4000 = **28000**	24000 + 4000 = **28000**	**8000** = 12,5 %

Prozentualiter treten also die Heterozygoten gegenüber den Homozygoten schon nach wenigen Generationen stark zurück, Dasselbe gilt, wie ich im einzelnen wohl nicht zu demonstrieren brauche, für kom-

pliziertere Heterozygoten. Nach einer längeren Reihe von Generationen werden relativ nur sehr wenige Heterozygoten mehr übrig sein.

Nicht so leicht ist die Frage für die allogamen Organismen zu beantworten. Wir wollen die Frage an der Hand eines Beispiels besprechen. Wir wollen ein weißes Kaninchen aus einer homozygotischen Sippe kreuzen mit einem schwarzen Kaninchen aus einer konstanten schwarzen Sippe. Die beiden Rassen sollen sich nur in einem mendelnden Faktor unterscheiden. Die eine Rasse soll sein **AABBCCDDEEFFgg** . . .[1]) usw., also schwarz, die andere Rasse soll sein **aaBBCCDDEEFFgg** . . . usw., also weiß. Da die beiden Rassen nur in der Erbeinheit **A** verschieden sind, wollen wir weiterhin die schwarze Rasse einfach **AA**, die weiße **aa** heißen. Die aus dieser Kreuzung entstehenden Bastarde haben dann die Formel **Aa**, und wenn man sie sich miteinander paaren läßt, bekommt man eine F_2-Generation, die zu $^3/_4$ aus schwarzen und zu $^1/_4$ aus weißen Tieren besteht.

Wir wollen nun eine Anzahl solcher F_1-Tiere, d. h. lauter schwarze aber heterozygotische **Aa**-Kaninchen in einen großen Käfig stecken und sich spontan unter möglichst günstigen Bedingungen vermehren lassen bei ganz unbeschränkter Paarung, und das soll eine Reihe von Generationen so weitergehen, wir wollen also auf diese Weise ein großes Volk von Kaninchen heranziehen. Die Frage ist nun, wie wird ein solches Kaninchenvolk zusammengesetzt sein?

Die Antwort lautet: Es werden immer ziemlich genau $^1/_4$ aller Tiere weiß und $^3/_4$ schwarz sein. Warum dies der Fall sein wird, ist leicht zu zeigen. Wir wollen einmal annehmen, wir hätten nur ein weibliches und ein männliches solches F_1-Tier in den Käfig gesteckt. Die von diesen beiden erzeugte Nachkommenschaft, also die F_2-Generation, wird dann aus $^3/_4$ schwarzen und $^1/_4$ weißen Kaninchen bestehen. Nehmen wir etwa an, diese Generation bestehe aus 8 Tieren und zwar aus:

1 homozygotischen schwarzen Männchen **AA**, weiterhin als Männchen I
2 heterozygotischen „ „ **Aa**, „ „ „ II u. III
1 homozygotischen weißen „ **aa**, „ „ „ IV
1 „ schwarzen Weibchen **AA**, „ „ Weibchen α
2 heterozygotischen „ „ **Aa**, „ „ „ β u. γ
1 homozygotischen weißen „ **aa**, „ „ „ δ

Zwischen diesen Tieren sind 16 verschiedene Paarungen möglich und gleich wahrscheinlich, können daher als gleich oft vorkommend in Rechnung gestellt werden, nämlich:

[1]) Wegen der Formeln vgl. S. 124.

Weibchen	α	· Männchen	I	wird ergeben		$^1/_4$n[1]) **AA**-Tiere
„	$\alpha\times$	„	II	„	„	$^2/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\alpha\times$	„	III	„	„	$^2/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\alpha\times$	„	IV	„	„	$^4/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\beta\times$	„	I	„	„	$^2/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\beta\times$	„	II	„	„	$^1/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-, $^1/_4$n **aa**-Tiere
„	$\beta\times$	„	III	„	„	$^1/_1$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**, $^2/_4$n **aa**-Tiere
„	$\beta\times$	„	IV	„	„	$^2/_4$n **Aa**-, $^2/_4$n **aa**-Tiere
„	$\gamma\times$	„	I	„	„	$^2/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\gamma\times$	„	II	„	„	$^1/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-, $^1/_4$n **aa**-Tiere
„	$\gamma\times$	„	III	„	„	$^1/_4$n **AA**-, $^2/_4$n **Aa**-, $^1/_4$n **aa**-Tiere
„	$\gamma\times$	„	IV	„	„	$^2/_4$n **Aa**-, $^2/_4$n **aa**-Tiere
„	$\delta\times$	„	I	„	„	$^4/_4$n **Aa**-Tiere
„	$\delta\times$	„	II	„	„	$^2/_4$n **Aa**-, $^2/_4$n **aa**-Tiere
„	$\delta\times$	„	III	„	„	$^2/_4$n **Aa**-, $^2/_4$n **aa**-Tiere
„	$\delta\times$	„	IV	„	„	$^4/_4$n **aa**-Tiere
						Sa. $^{16}/_4$n **AA**, $^{32}/_4$n **Aa**, $^{16}/_4$n **aa**-Tiere
						d. h. **4n AA : 8n Aa : 4n aa**-Tiere

Die Ergebnisse aller dieser 16 einzelnen möglichen, in gleicher Häufigkeit zu erwartenden Paarungen sind in dieser Tabelle gleich mit angegeben. Es ist ferner in der Tabelle ausgerechnet, was in Summa alle 16 möglichen Paarungen ergeben müssen, und das Resultat ist, daß die Nachkommenschaft eines solchen durch freie Paarung sich vermehrenden F_2-Generation von 1 Teil **AA**-, 2 Teilen **Aa**-, und 1 Teil **aa**-Kaninchen wieder ebenfalls aus 1 Teil **AA**- : 2 Teilen **Aa**- : 1 Teil **aa**-Kaninchen bestehen wird, d. h. eine auf diese Weise entstandene F_3-Generation wird genau die gleiche prozentuale Zusammensetzung zeigen, wie die F_2-Generation. Das gleiche gilt auch für die nächsten Generationen und gilt auch, wenn sich nicht bloß die Tiere einer Generation untereinander paaren, sondern auch, wenn die Individuen der verschiedenen Generationen sich paaren, was ja tatsächlich in einem solchen Versuche der Fall sein wird. Die gleiche Berechnung läßt sich auch anstellen, wenn die F_1-Bastarde sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, und komplizierter, etwa nach 9 : 3 : 3 : 1 oder 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 aufspalten; auch dann werden die folgenden Generationen, die bei einer analogen Versuchsanordnung erzeugt werden, immer ungefähr die gleiche Zusammensetzung zeigen wie die F_2-Generation. Also wenn bei einem allogamen Organismus eine Population aus einer sich panmiktisch vermehrenden F_2-Generation nach einer Kreuzung hervorgeht, dann wird

[1]) n = Durchschnittszahl der Jungen, die aus einer Paarung hervorgehen.

diese Population immer die Zusammensetzung zeigen, welche die ursprüngliche F_2-Generation schon aufwies.

Der Fall, daß eine ganze Population — etwa die sämtlichen Kaninchen einer Insel — nur von einer einzigen einheitlichen F_1-Generation abstammt, wird nun freilich in der Natur selten vorkommen, aber dieses Gesetz gilt auch noch viel weiter.

Wir können z. B. den eben beschriebenen Versuch etwas ändern, und wir wollen einmal als Anfangstiere in den großen Vermehrungskäfig, als Stammtiere für das neue Kaninchenvolk, folgende Tiere nehmen: 2 homozygotisch schwarze **AA**-Männchen (I und II genannt), 2 homozygotisch schwarze **AA**-Weibchen (α u. β) genannt), 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Männchen (III genannt) und 1 heterozygotisches schwarzes **Aa**-Weibchen (γ genannt). Wenn wir diese 6 Tiere sich beliebig oft ganz panmiktisch paaren lassen, dann bekommen wir eine nächste Generation, die aus homozyotisch schwarzen, heterozygotisch schwarzen und weißen Tieren besteht im Verhältnis 25 : 10 : 1.

Die Berechnung gibt die folgende Tabelle:

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben $^4/_4$ n[1]) schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben $^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen α kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben $^2/_4$ n schwarze **AA**, $^2/_4$ n schwarze **Aa**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben $^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben $^4/_4$ n schwarze **AA**-Tiere.

Das Weibchen β kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben $^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen I und wird ergeben $^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen II und wird ergeben $^2/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**-Tiere.

Das Weibchen γ kann sich paaren mit dem Männchen III und wird ergeben $^1/_4$ n **AA**, $^2/_4$ n **Aa**, $^1/_4$ n **aa**-Tiere.

Ergebnis **aller** möglichen Paarungen: Sa. $^{25}/_4$ n **AA**, $^{10}/_4$ n **Aa**, $^1/_4$ n **aa**-Tiere.

Da alle Paarungen die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, wird sich als Ergebnis einer sehr großen Anzahl derartiger Paarungen eine Population ergeben müssen, in der die Kategorien **AA**, **Aa** und **aa** im Verhältnis von **25 : 10 : 1** stehen.

[1]) n = Durchschnittszahl der Jungen.

Man kann die Berechnung noch etwas einfacher gestalten, wenn man unmittelbar die Wahrscheinlichkeit der verschiedenen möglichen Kombinationen von Sexualzellen berechnet.

Die Weibchen α und β produzieren nur Sexualzellen **A**. Das Weibchen γ 50% **A** und 50% **a**. Es werden daher sein $^5/_6$ aller von allen 3 Weibchen zusammen produzierten Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Aus den gleichen Ursachen müssen sein $^5/_6$ der von allen 3 Männchen zusammen produzierten männlichen Sexualzellen **A** und $^1/_6$ **a**. Wir haben also 5 n Eier **A** und 1 n Eier **a**, ebenso 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a**. Zwischen diesen 5 n Eiern **A** und 1 n Eiern **a** und den 5 n Spermatozoen **A** und 1 n Spermatozoen **a** sind 36 Kombinationen möglich und von diesen 36 Kombinationen sind:

$5 \times 5 = \mathbf{25}$ die Kombination $\mathbf{A} \times \mathbf{A}$, ergeben daher **AA**-Tiere
$5 \times 2 = \mathbf{10}$ „ „ $\mathbf{A} \times \mathbf{a}$ „ „ **Aa**- „
$1 \times 1 = \mathbf{1}$ „ „ $\mathbf{a} \times \mathbf{a}$ „ „ **aa**- „

Wir kommen also auch auf diesem Wege zu dem Resultat, daß die nächste Generation aus **AA**-, **Aa**- und **aa**-Tieren im Verhältnis **25 : 10 : 1** bestehen muß.

Überlassen wir nun eine Population von dieser Zusammensetzung sich zur weiteren panmiktischen Vermehrung, so werden alle folgenden Generationen das gleiche Zahlenverhältnis zwischen den weißen (**aa**) und den beiden Sorten (**AA** und **Aa**) von schwarzen Tieren aufweisen müssen. Man kann so leicht für jedes beliebige Ausgangsmaterial berechnen, welche Zusammensetzung eine daraus hervorgehende Population haben wird, wenn man nur die genaue Erbformel der ursprünglichen Tiere kennt.

Voraussetzung ist dabei natürlich immer, daß keine neuen Kreuzungen mit Individuen anderer Herkunft, keine Zufuhren von fremdem Blut stattfinden, und daß die verschiedenen Kategorien gleich lebensfähig sind, daß also nicht ein Selektionsprozeß eingreift.

Eine ganz andere Zusammensetzung der Nachkommenschaft eines allogamen Bastardes finden wir, wenn keine freie panmiktische Fortpflanzung stattfindet, sondern wenn jeweils nur Geschwister gepaart werden. Es nimmt auch in diesem Falle, worauf zuerst R. Pearl hingewiesen hat, die relative Häufigkeit der Homozygoten zu, nach einer längeren Reihe von Generationen wird eine durch Geschwisterpaarung erzeugte Nachkommenschaft einer oder mehrerer ursprünglicher Bastardpärchen fast ausschließlich aus homozygotischen Individuen bestehen, die Heterozygoten nehmen relativ ab.

Das ist besonders für manche tierzüchterische Fragen und auch für das Problem der „Inzuchts"-Erscheinungen so wichtig, daß es sich wohl lohnt, kurz auf die Ableitung einzugehen.

Wir gehen aus von einem Paar heterozygotischer Tiere, die wir als ♂ **Aa** und als ♀ **Aa** bezeichnen wollen. Wir machen ferner die Annahme, daß jede Paarung 8 Nachkommen ergebe, 4 ♂ und 4 ♀.

Die **F_2-Generation** besteht dann aus:

1 **AA** ♂ 2 **Aa** ♂ 1 **aa** ♂
1 **AA** ♀ 2 **Aa** ♀ 1 **aa** ♀

d. h. aus 50% Homozygoten und 50% Heterozygoten.

Zwischen den 4 Weibchen und 4 Männchen sind folgende (Tab. XIX) 16 Paarungen möglich und werden (8 Nachkommen pro Paarung angenommen) ergeben müssen:

Tabelle XIX

Mögliche Paarungen	Deren Ergebnis			Weiterhin bezeichnet als Familie
	AA	Aa	aa	
AA × AA	8			1
AA × Aa	4	4		2
AA × aA	4	4		3
AA × aa		8		4
Aa × AA	4	4		5
Aa × Aa	2	4	2	6
Aa × aA	2	4	2	7
Aa × aa		4	4	8
aA × AA	4	4		9
aA × Aa	2	4	2	10
aA × aA	2	4	2	11
aA × aa		4	4	12
aa × AA		8		13
aa × Aa		4	4	14
aa × aA		4	4	15
aa × aa			8	16
Sa.	32	64	32	

D. h. auch in der so erzielten **F_3-Generation** ist das Verhältnis der Homozygoten zu den Heterozygoten noch 1 : 1.

Tabelle XX

Familie	Familien der 3. Generation und ihre Zusammensetzung			Ergeben bei freier Geschwisterpaarung eine F_4-Generation		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
1	8			128		
2	4	4		72	48	8
3	4	4		72	48	8
4		8		32	64	32
5	4	4		72	48	8
6	2	4	2	32	64	32
7	2	4	2	32	64	32
8		4	4	8	48	72
9	4	4		72	48	8
10	2	4	2	32	64	32
11	2	4	2	32	64	32
12		4	4	8	48	72
13		8		32	64	32
14		4	4	8	48	72
15		4	4	8	48	72
16			8			128
			Sa.	**640**	**768**	**640**

Dieses Verhältnis verschiebt sich nun aber von der nächsten, der F_4-Generation an. Wir wollen — um das noch einmal zu betonen — diese Generation zu erzeugen durch Geschwisterpaarung. Von den **16** „Familien", aus denen die F_3-Generation besteht, muß also jede in sich weiter gezogen werden. Die Zusammensetzung der 16 Familien und die Zusammensetzung der F_4-Generation jeder einzeinen Familie (16 Paarungen pro Familie und 8 Nachkommen pro Paarung wieder vorausgesetzt) ist in vorstehender Tabelle mitgeteilt.

Weshalb die einzelnen Familien gerade die in den drei rechten Spalten der Tabelle angegebene Nachkommenschaft haben müssen, ergibt sich auf Grund der S. 341 beschriebenen Rechnungsweise.

Es ist also in der durch Geschwisterpaarung erzielten F_4-Generation das Verhältnis der Homozygoten zu den Heterozygoten schon 1280 : 768, d. h. von der auf diese Weise erzielten Population sind schon 62,5% Homozygoten. Führt man die Berechnung in analoger Weise fort, so ergeben sich für die F_5-Generation 68,75% Homozygoten, für die F_6-Generation 75% und für die F_{10}-Generation schon 89,26%. Konsequente Geschwisterpaarung führt also — auch bei Ausschluß jeder Selektionswirkung — zu einer relativen Verminderung der Zahl der Heterozygoten. Zu dem gleichen Ergebnis führt, wenn auch langsamer, jede dauernde Verwandtschaftszucht.

Wesentlich anders liegen die Dinge, wenn irgend ein Ausleseprozeß eingreift, d. h. wenn z. B. bestimmte Kombinationen nicht zur Fortpflanzung gelangen, oder sonst irgendwie ausgemerzt werden. Diese Frage der Selektionswirkung auf eine mendelnde Population ist für das große Problem der Evolution, der Entstehung und Entwicklung der Lebewesen von so großer Wichtigkeit, daß wir sie hier ausscheiden müssen.

Wirkt eine Auslese auf eine nur in wenigen Erbfaktoren heterozygotische mendelnde Population ein, so ist ihre Wirkung sehr ausgesprochen und leicht zu berechnen. Das sei zunächst an einem Beispiel gezeigt. Wir wollen annehmen, wir hätten auf irgend einem räumlich isolierten Gebiete, etwa einer Insel, eine Population von Kaninchen, die aus verschiedenfarbigen Individuen besteht, etwa aus braunen und gelben[1]). Setzt in einer solchen Population ein Ausleseprozeß ein, der z. B. die gelben Tiere begünstigt, etwa weil diese die beste Schutzfärbung hätten, dann wird der Ausleseprozeß ziemlich rasch dahin führen, daß nur noch gelbe Kaninchen übrig bleiben, weil **alle** gelben Tiere homozygotisch sind und nur gelbe Nachkommen erzeugen. Werden alle dunkelgefärbten Tiere ausgemerzt, dann bleibt bald nur ein Bestand von homozygotisch gelben Tieren übrig.

Wesentlich anders wird der Verlauf des Selektionsprozesses sein, wenn nicht die hellsten sondern die dunkelsten Kaninchen einer solchen Population am besten angepaßt sind, wenn also die hellen Tiere durch natürliche Auslese ausgemerzt werden. Hier wird die Selektion nur sehr langsam wirken und nicht zu einer konstanten homozygotischen braunen Rasse führen. Die Ursache davon ist die, daß, wenn auch alle gelben Tiere ausgemerzt werden, die hetero-

[1]) Der Unterschied zwischen braun und gelb beruht auf einem Erbfaktor (vgl. Vorlesung VII S. 124, braun dominiert über gelb.

zygotisch braunen Tiere, die in ihrer Nachkommenschaft wieder gelbe Tiere geben, nicht eliminiert werden. Durch ein viele Generationen hindurch wirkendes Ausmerzen aller hellen Tiere wird zwar bald bewirkt, daß die übergroße Mehrzahl aller übrigbleibenden Tiere dunkelgefärbt ist, aber weiter, d. h. bis zu einer völligen Reinzucht einer ausschließlich aus homozygotisch dunklen Tieren bestehenden Rasse wird es wohl nie kommen. Das liegt daran, daß, wenn nur noch sehr wenige Heterozygoten unter sehr vielen homozygotisch dunklen Tieren sich befinden, es nur selten vorkommt, daß zwei Tiere, die zufällig beide heterozygotisch sind, sich paaren, und daher jetzt sehr selten helle Tiere entstehen, die weiterhin eliminiert werden. Meistens werden vielmehr die heterozygotischen sich mit homozygotisch dunklen Tieren paaren und eine nur aus dunklen Tieren bestehende Nachkommenschaft ergeben, die freilich zur Hälfte aus Heterozygoten besteht.

In diesem Falle wird also ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß nur dazu führen, daß eine Population entsteht, die in der großen Mehrzahl aus homozygotischen braunen Tieren besteht, die aber noch einen gewissen Prozentsatz von heterozygotischen Tieren aufweist. Es werden auch nach einer viele Generationen lang wirksamen Selektion immer wieder ab und zu einige gelbe Tiere auftauchen, immer dann nämlich, wenn einmal zufällig zwei Heterozygoten sich paaren.

Sehr viel langsamer verläuft die Auslesewirkung, wenn es sich — wie in der Natur stets — um eine Population handelt, in der eine größere Zahl von Erbfaktoren heterozygotisch vorkommt. Wir wollen auch hier wieder ein schematisches Beispiel verwenden: Wir bringen auf eine Insel zwei weibliche blaue Angora-Kaninchen von der Formel **AAXXBBCCddggvv**[1]) und zwei glatthaarige wildfarbige Männchen von der Formel **AAXXBBCCDDGGVV**. Die F_1-Generation besteht dann aus —[2]) **DdGgVv**-Tieren, die alle glatthaarig und wildfarbig sind. Die F_2-Generation besteht aus den nachstehend aufgezählten verschiedenen Kategorien von Tieren mit der in ( ) beigefügten theoretischen Häufigkeit

— **DGV** wildfarbig glatt (27)
— **DGv** „ Angora (9)
— **DgV** schwarz glatt (9)
— **Dgv** „ Angora (3)
— **dGV** blauwildfarbig glatt (9)
— **dGv** „ Angora (3)
— **dgV** blau glatt (3)
— **dgv** „ Angora (1)

[1]) Vgl. wegen der Formel Vorlesung VII S. 124.

[2]) Der — soll weiterhin zur Vereinfachung der Formel für die uns hier nicht weiter interessierenden homozygotischen Faktoren AAXXBBCC verwendet werden.

Ohne Auslese wird sich das auf diese Weise entstandene Kaninchenvolk in dieser bunten Zusammensetzung und in der Häufigkeit der einzelnen Kategorien dauernd erhalten, wie wir vorhin gehört haben (S. 341). Nehmen wir nun aber einmal an, es würden bestimmte Kombinationen etwa alle blauwildfarbigen Angora-Tiere (d. h. alle Kombinationen mit den Formeln — **ddGGvv** und — **ddGgvv**) vor der Fortpflanzung dauernd ausgemerzt. Diese Auslese wird jetzt nur sehr langsam die Zusammensetzung des Kaninchenvolkes ändern. Auch wenn ganz ausnahmslos alle blauwildfarbigen Angora-Tiere vor der Fortpflanzung getötet werden, so werden trotzdem immer wieder Tiere dieser Kategorie in unserm Kaninchenvolk geboren werden, weil Tiere mit dieser Erbformel in einer solchen Zucht auch von ganz anders aussehenden Eltern erzeugt werden. Immerhin wird aber die Zahl der blauwildfarbigen Angora-Tiere in der nächsten Generation infolge der Auslese etwas kleiner sein als ohne Auslese. Diese nächste Generation enthält nun aber nicht bloß weniger blauwildfarbige Angora-Tiere, sondern auch in dem Häufigkeitsverhältnis aller anderen Kategorien ist durch die Ausmerzung der einen Kategorie eine Veränderung erfolgt. Im einzelnen zeigt die nachstehende Tabelle XXI die Wirkung der Auslese.

Tabelle XXI

Ohne Selektion müßte die F_3-Generation die nachstehenden Kategorien aufweisen:	Im Verhältnis.	In % ausgedrückt	Die Ausmerzung aller blauwildfarbigen Angora-Tiere ergibt ein Verhältnis (auch in % ausgedrückt):	D. h. Zunahme oder Abnahme in %
wildfarbig glatt	27	42,18	44,44	+ 2,26
wildfarbig Angora	9	14,06	13,82	— 0,24
schwarz glatt	9	14,06	14,67	+ 0,61
schwarz Angora	3	4,69	4,46	— 0,23
blauwildfarbig glatt	9	14,06	13,82	— 0,24
blauwildfarbig Angora	3	4,69	3,19	— 1,50
blau glatt	3	4,69	4,46	— 0,23
blau Angora	1	1,56	1,12	— 0,44

Die Berechnung ist etwas umständlich und zeitraubend, ich gebe sie daher hier nicht wieder.

Es hat, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, nicht bloß die relative Häufigkeit der blauwildfarbigen Angora-Tiere abgenommen, sondern es haben sich auch im gegenseitigen Häufigkeitsverhältnis der übrigen Kategorien Verschiebungen ergeben.

Wird eine solche Ausmerzung einer Kategorie durch eine lange Reihe von Generationen hindurch vorgenommen, so wird schließlich die ausgemerzte Kategorie sehr selten werden und es wird auch die in der Tabelle XXI schon erkennbare Verschiebung in der Häufigkeit der einzelnen Kategorien langsam in der angedeuteten Richtung weiter gehen. Je nachdem, ob die ausgemerzte Kategorie mehr auf dominanten oder mehr auf rezessiven Faktoren beruht, wird die Wirkung der Auslese schneller oder langsamer sein.

Wird nicht bloß eine Kategorie, sondern werden mehrere ausgemerzt, so kann sich die Wirkung dieser nebeneinander herlaufenden Auslesen steigern, es kann aber auch sich so treffen, daß zwei sich gleichzeitig abspielende Auslesen sich gerade gegenseitig aufheben. Es wird ferner die Wirkung von solchen Auslesevorgängen sehr stark kompliziert, wenn Faktorenkoppelung vorliegt. Der Verlauf und die schließliche Wirkung einer Auslese ist in jedem von diesen Fällen wieder anders.

Hier für alle diese möglichen Fälle die Berechnungen zu geben, würde viel zu weit führen. Es muß genügen, darauf hinzuweisen, daß Auslesevorgänge mendelnde Populationen sehr stark verändern und daß im einzelnen die Wirkung einer Auslese sehr verschieden sein kann.

Wie wirkt endlich die Mutation auf die Zusammensetzung einer Population?

Nehmen wir auch hier zunächst an, daß keine Auslese stattfindet. Eine einfache Überlegung ergibt da, daß, wenn eine im übrigen konstante Population in irgend einer Häufigkeit, sagen wir etwa zu $^1/_{1000}$, weiterhin konstante Mutanten erzeugt, daß dann, wenn die Mutanten die gleiche Vermehrungsfähigkeit wie die Ausgangssippe haben, nach einer längeren Reihe von Generationen die Population zum größten Teil aus Mutanten besteht. Also wenn beim Menschen unter 10000 Geburten immer ein Kind wäre, das durch Mutation eine erbliche Veranlagung zu Diabetes (Zuckerharnruhr) hätte, und wenn die Diabetiker genau die gleiche Erhaltungswahrscheinlichkeit und die gleiche Fortpflanzungsfähigkeit hätten wie normale Menschen, dann würde nach einer genügend langen Reihe von Generationen fast die ganze Menschheit aus Diabetikern bestehen, normale Menschen wären dann nur noch seltene Ausnahmen.

Wenn also nicht die Mutanten durch einen Auslesevorgang ausgemerzt werden, erfolgt, auch bei sehr geringer Mutationshäufigkeit, durch die Mutationen eine sehr deutliche Änderung in der erblichen Zusammensetzung einer jeden Population.

Vorlesung XVII

Sinn der Sexualität. — Wirkung der Inzucht

Mit der Fortpflanzung, der Erzeugung von Nachkommen, ist sehr häufig, aber nicht immer, irgendwie ein Sexualakt verbunden. Es gibt große Organismenklassen — die Bakterien und die blaugrünen Algen z. B. — ohne jede Sexualität, und es gibt auch in Klassen und Familien, die sonst im allgemeinen eine Sexualität aufweisen, einzelne Familien oder Gattungen ohne Sexualität, so, um nur ein Beispiel zu nennen, die Gattung *Caulerpa* unter den *Siphoneen* (Algen).

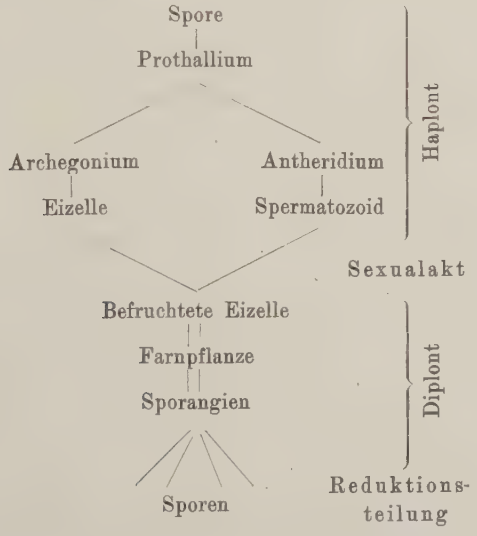


Fig. 146. Entwicklungskreis eines Farnkrautes.

Die Einschaltung eines Sexualaktes in den Entwicklungsgang ist also durchaus nichts Naturnotwendiges. Daß wir aber so weit verbreitet im Organismenreich Sexualität finden, legt die Frage nahe, was denn überhaupt der Sinn der Sexualität ist. Wir stehen heute dieser Frage noch ziemlich ratlos gegenüber.

Man hat aber verschiedentlich versucht, diese Frage auf dem Wege des Experiments zu lösen. Ein Angriffspunkt für Versuche ist dadurch gegeben, daß die beiden verschiedenen Vorgänge: Fortpflanzung (Propagation) und Sexualakt bei sehr vielen Organismen ganz unabhängig voneinander sind. So, wie bei den höheren Tieren, wo wir jede Fortpflanzung an einen Sexualakt gebunden finden, ist die Sachlage nur selten. Wie verwickelte Verhältnisse wir da im einzelnen oft finden, und wie weitgehend Sexualitäts- und Propagationsvorgänge voneinander unabhängig sind, sei an einigen Beispielen gezeigt.

Fig. 147. Entwicklungskreis eines monözischen Mooses.

Wir haben schon früher gehört, daß man bei allen Organismen, die einen Sexualakt in ihrem Entwicklungsgang aufweisen, zwei Generationen unterscheiden kann, den Haplonten und den Diplonten. In Fig. 146 ist nochmal der schon früher einmal besprochene Entwicklungsgang eines Farnkrauts gezeigt, und in entsprechender Weise ist für einige andere Pflanzen und Tiere in den Fig. 147 bis 149 der Entwicklungsgang schematisch dargestellt. In diesen Entwicklungsgang kann, wie ein Blick auf die Figuren zeigt, eine Propagation an sehr verschiedenen Stellen und vor allem auch an mehreren Stellen zugleich eingeschaltet sein.

Bei den Farnkräutern z. B. (Fig. 146) dienen als Propagationsorgane im wesentlichen die Sporen, d. h. die ersten Zellen mit der haploiden Chromosomenzahl.

Bei den Moosen (Fig. 147) dienen ebenfalls die Sporen zur Propagation, aber außerdem finden wir noch, wenigstens bei vielen Moos-

arten, eine Propagation dadurch, daß auf dem Haplonten, der Moospflanze „Brutsporen" entstehen, die wieder neue Haplonten aus sich hervorgehen lassen.

Bei den Uredineen (Rostpilzen) Fig. 148 sind zunächst einmal wieder die ersten haploiden Zellen, die hier „Sporidien" genannt werden, Propagationsorgane. Als eine zweite Art von Propagationsorganen dienen hier außerdem auch die ersten diploiden[1]) Zellen, die Aecidiosporen. Die aus den Aecidiosporen entstehende „Uredogeneration" bildet in den Uredosporen eine dritte Art von Propagationszellen aus, die lange Reihen von Generationen hindurch immer wieder neue Uredogenerationen aus sich hervorgehen lassen können. Auf der Uredogeneration entstehen noch als eine vierte Art von Propagationszellen, die gleichzeitig als Dauerorgane dienen, die Teleutosporen. Wir haben hier also eine Propagation an vier Stellen des Entwicklungskreises.

Fig. 148. Entwicklungskreis eines Rostpilzes *(Puccinia graminis* z. B.).

Bei der in Fig. 149 dargestellten Pflanzenlaus (Phylloxera) entstehen aus den befruchteten Eiern nur ungeflügelte Weibchen. Diese erzeugen in großer Zahl als reine Propagationsorgane Eier mit unreduzierter Chromosomenzahl, die sich parthenogenetisch zu geflügelten Weibchen entwickeln. Die so entstandenen geflügelten Weibchen sind zweierlei Art, die eine Art von Weibchen erzeugt — wiederum parthenogenetisch — winzig kleine Weibchen, die andere Art von Weibchen erzeugt nur winzig kleine Männchen. Diese Zwergweibchen erzeugen nur je ein Ei mit reduzierter Chromosomenzahl, die Zwergmännchen erzeugen Spermatozoiden und aus der Vereinigung dieser beiden Sexualzellen entstehen dann wieder die ungeflügelten Weibchen, mit denen wir die Besprechung des Kreislaufes begonnen haben. Also auch hier ist die Propagation völlig von dem Sexualakt getrennt, die Hauptpropagation besteht ja in der — parthenogenetischen — Erzeugung der geflügelten Weibchen.

[1]) Diploid sind die Aecidiosporen nur in sofern, als die beiderlei Kernanteile nebeneinander in der gleichen Zelle liegen, sich gleichzeitig „konjugiert" teilen usw. Die eigentliche Kernverschmelzung erfolgt bei den Uredineen erst sehr viel später, in der Teleutospore.

Die Trennung von Propagation und Sexualakt macht es häufig möglich, den Sexualakt aus dem Entwicklungskreis für beliebig lange Reihen von Generationen auszuschalten und auf diese Weise zu prüfen, welches die Bedeutung der Sexualität ist.

Man kann eine beliebig lange Reihe von Generationen hindurch ein Moos nur durch die Brutsporen des Haplonten weiterziehen, der Diplont wird dann gar nicht gebildet, oder man kann auch den Haplonten ausschalten, z. B. wenn man eine Kartoffelsippe immer nur durch Knollen fortpflanzt.

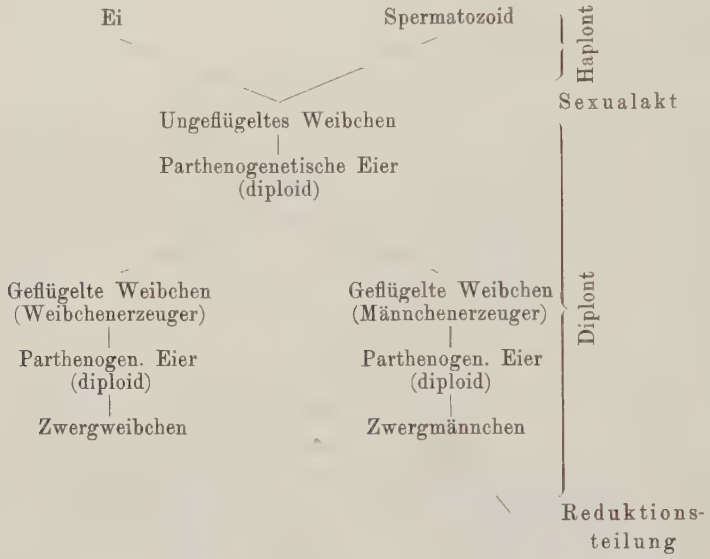


Fig. 149. Entwicklungskreis einer *Phylloxera*.

Jede Fortpflanzung unter Ausschluß des Sexualaktes bezeichnet man gewöhnlich als vegetative Fortpflanzung. Man muß aber immer im Auge behalten, daß vegetative Vermehrung eines Mooses etwas ganz anderes ist als vegetative Vermehrung einer Kartoffel. Das eine Mal ist der Diplont, das andere Mal der Haplont aus dem Entwicklungskreis ausgeschaltet.

Man hat nun vielfach die Frage aufgeworfen, ob eine solche künstliche Ausschaltung des Haplonten oder des Diplonten aus dem Entwicklungskreis, d. h. die Ausschaltung des Sexualaktes, auf die Dauer diejenigen Organismen irgendwie schädigt, bei denen normalerweise ein Sexualakt in den Entwicklungskreis fest eingefügt ist. Vor allem mit niederen Organismen ist hierüber sehr viel experimentiert worden. So hat man mit einer Reinkultur von *Paramaecium* durch bestimmte Versuchsanordnung erreicht, daß bis über 3000 Generationen hintereinander

die Vermehrung nur durch Teilung, aber ohne Sexualakt erfolgte (Woodruff, Woodruff and Erdmann). Eine Schädigung war nicht nachweisbar.

Mit vielzelligen Organismen sind bisher kaum in dem nötigen Umfang Versuche angestellt worden. Es wird nur in der gärtnerischen Literatur vielfach behauptet, daß bei dauernder vegetativer Vermehrung der höheren — phanerogamen — Pflanzen eine „Degeneration" einträte. Vor allem für die Kartoffeln ist das behauptet worden und ebenso für unsere meist nur vegetativ vermehrten Obstarten. Wahrscheinlich treffen die Angaben nicht zu. Wenn eine Degeneration vorliegt, so ist sie nicht auf die vegetative Vermehrung als solche zurückzuführen, sondern darauf, daß bei vegetativer Vermehrung vor allem, wenn es sich um vegetative Vermehrung durch vielzellige Organe, d. h. ganze Sproßsysteme und dergl. handelt, sehr viele Infektionskrankheiten, auch Stoffwechselkrankheiten, ferner aber auch unliebsame induzierte Modifikationen u. ä. auf die Nachkommen übertragen werden.

Auf diesem Wege der künstlichen Ausschaltung des Sexualaktes ist also vorläufig die Frage nach der Bedeutung der Sexualität ihrer Lösung nicht näher zu bringen gewesen.

Man hat diese Frage auch von einer anderen Seite her angefaßt: Mit Hilfe von Versuchen über die Wirkung der Inzucht. Es gibt zwar eine große Zahl von Organismen, vor allem von Pflanzen, die dauernd durch engste Inzucht sich fortpflanzen. Ich erinnere hier nur an die *Uredineen*, wo überhaupt immer nur Zellkerne im Sexualakt sich vereinigen, die von einem und demselben Kern abstammen, wo also der Sexualakt keinerlei „Vermischung verschiedener Erbmassen" bedeutet. Dasselbe gilt auch für die vielen mehr oder weniger autogamen höheren Pflanzen (Erbsen, Bohnen, Gerste usw.), bei denen stark überwiegend der Blütenstaub der gleichen Blüten die Befruchtung vollzieht.

Es ist aber andererseits eine allen Tier- und Pflanzenzüchtern bekannte Erscheinung, daß bei Organismen, die sich für gewöhnlich durch Fremdbefruchtung fortpflanzen, dauernde enge Verwandtschaftszucht, besonders Paarung innerhalb der engsten Familie einen schlechten Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommen hat. Das gleiche gilt für erzwungene Selbstbefruchtung bei zwitterigen Organismen, die sich normalerweise durch Fremdbefruchtung fortpflanzen.

Die Furcht vor der Inzuchtsdegeneration spielt eine große Rolle in der Tier- und Pflanzenzüchtung und eine noch größere in der Ehegesetzgebung aller Kulturvölker.

Gibt es nun wirklich eine Inzuchtsdegeneration, und wenn ja, worauf beruht sie?

Die erste Frage ist zu bejahen. Wir wissen aus sehr vielen Versuchen, daß sehr häufig — nicht immer — enge Verwandtschaftszucht mißbildete oder schwächliche Nachkommenschaft gibt, während die gleichen Individuen bei Fremdpaarung völlig normale Nachkommen erzeugen. Wir wissen ferner aber, daß diese Degenerationserscheinungen nach Inzucht auf zwei ganz verschiedenen Ursachen beruhen.

Ein Teil beruht nur auf dem „Herausmendeln" von rezessiven mißbildeten Typen. Wenn von einem dem Augenschein nach völlig gesunden und normalen Rattenpärchen das eine Tier heterozygotisch in dem Grundfaktor **A** für Pigmentbildung ist, dann werden von den Kindern dieses Pärchens 50% wieder **Aa**, d. h. ebenfalls heterozygotisch sein. Wenn man nun in dieser Rattenfamilie enge Inzucht durch Geschwisterpaarung oder durch Paarung von Vetter und Kusine treibt, dann wird es sich relativ häufig treffen, daß zwei **Aa**-Tiere zusammenkommen und dann werden jeweils albinotische Kinder ($^1/_4$ der Gesamtzahl) sich ergeben müssen. Wenn man diese Rattenfamilie durch Paarung mit Tieren aus anderen Zuchten, in denen keine **Aa**-Tiere vorkommen, weiterzieht, dann werden keine Albinos auftreten. Ein sehr großer Teil der Inzuchtserscheinungen gerade beim Menschen und bei den höheren Tieren beruht auf einem solchen durch die Inzucht begünstigten Herausmendeln von rezessiven Typen.

Alle Inzuchtswirkungen sind aber nicht so zu erklären.

Wir wissen seit den klassischen Versuchen von Ch. Darwin über die Wirkung der Fremd- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, daß Inzucht sich auch noch in einer anderen Weise äußert: Die durch Selbstbefruchtung erzielte Nachkommenschaft von normalerweise allogamen Pflanzen — z. B. *Ipomoea*- und *Digitalis*-Arten — ist durchweg ganz wesentlich schwächlicher, als durch Fremdbefruchtung erhaltene.

Sehr ausgesprochen ist diese Erscheinung auch bei *Antirrhinum*, und ich will deshalb zuerst an diesem Beispiel einmal die leicht zu beobachtenden Tatsachen mitteilen.

Bestäubt man hier eine Pflanze mit eigenem Pollen, so ist die Nachkommenschaft im Durchschnitt meist kleiner und schwächlicher als Nachkommenschaft der gleichen Pflanze aus Fremdbefruchtung. Setzt man die Selbstbestäubung auch in der nächsten Generation fort, so ist die so erhaltene 2. Inzuchtsgeneration wiederum im Durchschnitt schwächlicher als die vorhergehende 1. Inzuchtsgeneration. Und so geht das bei fortgesetzter Selbstbestäubung auch in den folgenden Generationen weiter, aber die Abnahme der Kräftigkeit wird von Generation zu Generation kleiner, und von der 5.—6. Inzuchtsgeneration an ist im

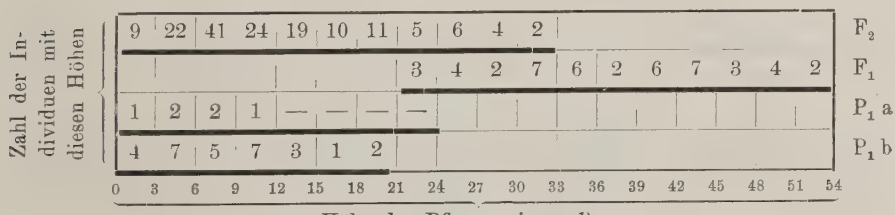
allgemeinen keine weitere Abnahme zu verzeichnen, die Sippe hat damit ein gewisses „Inzuchtsminimum" erreicht. Dieses Inzuchtsminimum liegt bei den verschiedenen Sippen von *Antirrhinum majus* sehr verschieden tief. Ich besitze Sippen, bei denen die Pflanzen im Inzuchtsminimum noch groß, kräftig und gut fertil sind, sich in dieser Hinsicht nur ganz wenig von fremdbefruchteten Pflanzen der gleichen Sippe unterscheiden. Ich besitze ferner Sippen, die im Inzuchtsminimum durchschnittlich nur etwa halb so groß sind wie entsprechende nicht ingezüchtete Pflanzen gleicher Rasse, und die auch eine starke Störung der Fortpflanzungsfähigkeit zeigen. Es gibt ferner auch Sippen, bei denen die Pflanzen im Inzuchtsminimum kaum mehr existenzfähig und durch Samen nur ganz ausnahmsweise fortpflanzbar sind. Es gibt endlich auch Löwenmaulsippen, bei denen das Minimum noch tiefer liegt — unter dem Existenzminimum, — diese Sippen sterben bei Inzucht in einigen Generationen trotz aller Mühe aus.

Die Inzuchtsschwächung äußert sich in einer allgemeinen Schwächlichkeit und in einer Verringerung der Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Meist, aber nicht immer, ist die Bildung der männlichen Sexualzellen stärker gestört als die der weiblichen.

Kreuzt man zwei solche, im Inzuchtsminimum befindliche Sippen miteinander, so bekommt man mit einem Schlage wieder vollkommen kräftige große und gut fruchtbare Nachkommen. Kreuzung verschiedener Individuen der gleichen Sippe bringt dagegen keine Kräftigung, auch dann nicht, wenn ihr Stammbaum erst 4—5 Generationen zurück auf das gleiche Individuum führt.

Diese durch eine Kreuzung erzielte Kräftigung geht, wenn nun von neuem eine Inzucht einsetzt, in der vorhin geschilderten Weise langsam wieder verloren. Ein solcher Versuch ist in der nachstehenden Tabelle XXII dargestellt.

Tabelle XXII



Durchschnittsgröße von P_1a = **10** cm
„ „ P_1b = **9,7** „
„ „ F_1 = **36,9** „
„ „ F_2 = **12,8** „

[1]) Gleich alte, gleichbehandelte Pflanzen am 4. Juli 1914.

Ähnlich wie bei *Antirrhinum* ist die Inzuchtswirkung wohl auch bei vielen andern Pflanzen. Im einzelnen zeigen sich hier aber, wie schon aus den mustergiltigen Versuchen DARWINS hervorgeht, sehr große Verschiedenheiten, und viele sehr eigentümliche Erscheinungen. So kommt es nach DARWIN vor — auch bei *Antirrhinum* habe ich es gefunden — daß in Sippen, die ein ziemlich tiefes Inzuchtsminimum haben, einzelne Pflanzen entstehen (Mutanten?), die ein sehr hohes Minimum haben, quasi „Inzuchts-immun" sind.

Auch bei Pflanzen, die wie Erbsen, Bohnen u. a. normalerweise Selbstbefruchtung zeigen, ist die Nachkommenschaft aus künstlicher Kreuzung zweier Pflanzen, die nicht zur gleichen reinen Linie gehören,

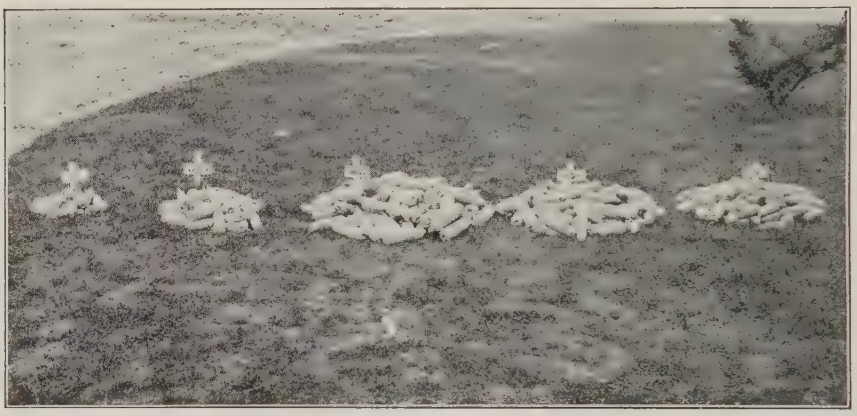


Fig. 150. Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Mais. Links die beiden P_1-Rassen (beide durch Inzucht geschwächt), rechts davon die F_1-Generation, weiter rechts F_2 und F_3 wieder aus Selbstbefruchtung. Dargestellt ist jeweils die Ernte einer gleichen Zahl von Pflanzen nach SHULL).

— nicht eine und dieselbe Pflanze als nahe Stammutter haben — häufig kräftiger, als Pflanzen aus Selbstbefruchtung. Freilich müssen solche Beobachtungen sehr kritisch betrachtet werden, es kann sich dabei auch um einfache Neukombinationen von Erbfaktoren handeln, also um einen Vorgang, der mit Inzuchtswirkung nichts zu tun hat.

Es scheint eben für alle höhere Pflanzen zu gelten, was vorhin für *Antirrhinum* gesagt wurde, daß es überall ein Inzuchtsminimum gibt und daß nur die Lage dieses Minimums eine sehr verschiedene sein kann.

Wie auffällig die vorhin für *Antirrhinum* geschilderte Wirkung der Inzucht beim Mais ist, zeigen wohl ohne weitere Beschreibung die Fig. 150 und 151. An dem gleichen Objekt hat vor allem EAST und eine Reihe von Mitarbeitern diese Fragen der Inzuchtwirkung sehr ein-

gehend untersucht, ich kann ein Studium dieser Originalarbeiten nur jedem empfehlen, der sich mehr in dieses Spezialgebiet einarbeiten will.

Selbstbefruchtung ist der höchste Grad von Inzucht. Dementsprechend ist auch die Wirkung einer bloßen Verwandtschaftszucht eine sehr viel schwächere. Genügend großes Tatsachenmaterial, um die Wirkung der Verwandtschaftszucht bei Pflanzen klar erkennen zu können, gibt es noch nicht. Es scheint aber, bei *Antirrhinum* wenigstens, Verwandtschaftszucht (Geschwisterpaarung) ganz ähnlich wie Selbstbefruchtung, nur langsamer, auch zu dem Inzuchtsminimum zu führen.

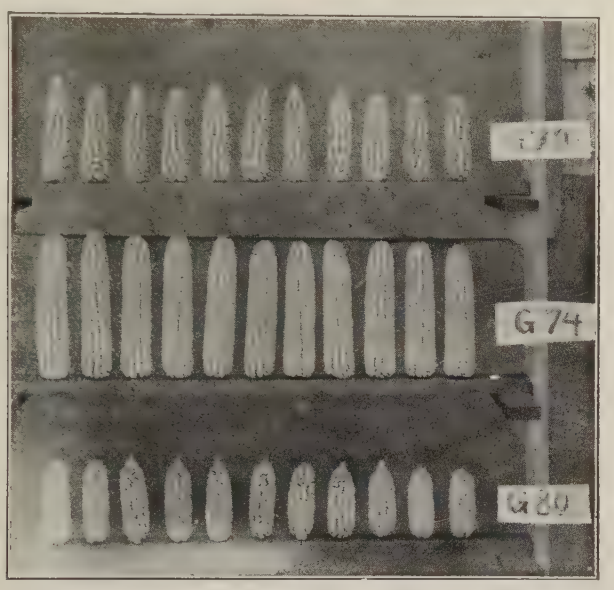


Fig. 151. Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Mais. Oben und unten die P_1-Rassen, in der Mitte die F_1-Generation. Dargestellt sind die elf besten Kolben von je einer Aussaat der 3 Typen (nach SHULL).

Weniger als für die Pflanzen weiß man über diese zweite Kategorie von Inzuchtsschädigung bei Tieren. Versuche über die Wirkung erzwungener Selbstbefruchtung bei Zwittern sind meines Wissens noch nicht in größerem Umfange ausgeführt worden, dagegen zeigen die Versuche mit engster Verwandtschaftszucht ähnliche Ergebnisse wie bei den Pflanzen.

Die umfangreichsten Inzuchtsversuche sind mit der schon so oft genannten kleinen Obstfliege *Drosophila melanogaster* von HYDE und MOENKHAUS angestellt worden. Eine vegetative Schwächung scheint hier nicht, oder doch wenigstens lange nicht so auffällig wie bei *Antirrhinum* zu erfolgen, dagegen nimmt auch hier die Fortpflanzungsfähigkeit stark ab. Es war die Durchschnittszahl der fertig entwickelten

lebenden Nachkommen eines Pärchens zu Beginn der Inzucht 368 Fliegen, die nächste Generation brachte es nur auf 209, die dritte auf 199 und die 13. auf 156 Nachkommen.

Mäuse hat WEISMANN durch 29 Generationen in strengster Inzucht gezogen, auch hier nahm langsam die Fertilität ab, und die Tiere wurden schwächlicher.

Auch bei Kaninchen, mit denen ich selbst Versuche durchgeführt habe, ist die Wirkung engster Verwandtschaftszucht sehr deutlich. Die Fertilität, besonders der Männchen, ist schon in der 3. Inzuchtsgeneration meist sehr stark geschwächt, und die Tiere bleiben trotz bester Pflege klein und zierlich. Auch bei den Kaninchen behebt eine Fremdpaarung mit einem Schlage die ganze Inzuchtsschwächung.

Vielleicht ist auf eine Inzuchtswirkung auch zurückzuführen, daß wir auf Inseln häufig Zwergformen von Arten finden, die auf dem benachbarten Festlande leben.

Ganz unübersehbar groß ist die Zahl der Veröffentlichungen über Wirkungen der Inzucht in der tierzüchterischen Literatur. Viel anzufangen ist damit aber für wissenschaftliche Zwecke nicht.

Einen Versuch, diese zweite Kategorie von Inzuchtsgerationen zu erklären, haben G. H. SHULL, EAST und HAYES gemacht. Sie stellen die Theorie auf, die Degeneration beruhe auf der durch jede Inzucht (vgl. S. 345) zunehmenden Homozygotie. Je heterozygotischer ein Individuum sei, desto kräftiger sei es. Ich kann nicht finden, daß diese auf den ersten Blick durch ihre Einfachheit bestechende Theorie den Tatsachen gerecht wird. Vor allem, daß das Inzuchtsminimum der verschiedenen Sippen einer Art so ungleich hoch liegt, und daß es nicht möglich ist, die Inzuchtsdegeneration durch eine Auslese der kräftigsten Individuen wesentlich zu verlangsamen, spricht dagegen. In jeder F_2-Generation ist doch eine Anzahl von Individuen wieder genau ebenso heterozygotisch wie die Elterngeneration, es müßte also nach der SHULL-EASTschen Theorie möglich sein, die Inzuchtsdegeneration zu verhindern, oder doch stark zu verlangsamen, indem man immer nur die kräftigsten Individuen aus den einzelnen Generationen auswählt. Diese Auswahl ist aber nach meiner Erfahrung bei *Antirrhinum* erfolglos.

Wir hatten die ganze Frage der Inzucht angeschnitten, weil sich hier vielleicht ein Weg zu bieten scheint, um festzustellen, welches die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung sei. Vorläufig ist für diese Ausgangsfrage aus dem Studium der Inzuchtserscheinungen freilich noch nichts herausgekommen.

Daß von einer ganz anderen Seite her wenigstens etwas Licht auf diese Frage fällt, werden wir am Schluß der nächsten Vorlesung sehen.

Vorlesung XVIII

Die Evolutions- und Artbildungstheorien im Lichte der experimentellen Forschung

Ich habe es bisher ganz absichtlich vermieden, darauf einzugehen, welche Tragweite die einzelnen Fortschritte der Vererbungswissenschaft für das ganze große Problem der Evolution haben. Es scheint mir richtiger, das alles jetzt einmal im Zusammenhang zu besprechen.

Ehe wir uns dieser Frage zuwenden, ist eine Vorfrage zu erledigen. Wir müssen uns vorher darüber einigen, was wir unter einer „Spezies", unter einer „Art" verstehen wollen, sonst reden wir aneinander vorbei und verstehen uns nicht.

Bei den sich nur ungeschlechtlich oder nur autogam (geschlechtlich, aber stets Selbstbefruchtung) fortpflanzenden Organismen ist eine „Spezies" nichts anderes als eine oft recht willkürliche Zusammenfassung einer mehr oder weniger großen Zahl von erblich wenig verschiedenen Typen oder Linien unter einem gemeinsamen Namen. Man heißt z. B. eine große Zahl von peritrich begeißelten durch eine Reihe gemeinsamer Züge gekennzeichneten, aber dabei doch auch untereinander deutlich verschiedenen Bakteriensippen *Bacterium coli*. Eine andere Gruppe von Bakteriensippen, die ebenfalls eine Anzahl gemeinsamer Züge aufweisen, heißt man *Bacterium typhi*. Eine dritte, wiederum durch gemeinsame Züge gekennzeichnete Gruppe ähnlicher Bakterien heißt man *Bacterium enteritidis*. Eine irgendwie scharfe Grenze zwischen den drei Gruppen gibt es aber nicht. Ob man einen aus Darminhalt oder aus Wasser oder aus einer alten Wurst isolierten Bakterienstamm der „*Coli*-Gruppe" *Bacterium coli*, oder *Bact. enteritidis* oder *Bact. typhi* heißen soll, ist häufig reine Geschmackssache. Die Zusammenfassung je einer Anzahl der zahllosen erblich verschiedenen Stämme zu einer „Art" ist ganz willkürlich. Eine „Spezies" ist also bei diesen Organismen eine bloße Abstraktion, man gibt einer großen Zahl deutlich verschiedener Sippen je einen gemeinsamen Sammelnamen. Eine irgendwie natürlich begrenzte systematische Einheit ist also hier die „Spezies", die „Art" nicht.

Gelegentlich bestehen zwischen solchen Spezies allerdings auch deutliche Grenzen, d. h. Lücken im Bestand der vielen Sippen, weil gerade zufällig Linien oder Sippen, welche diese Lücken ausfüllen könnten, nicht existieren oder noch nicht gefunden sind.

Was für diese Bakterien-„Arten" gilt, das gilt auch für die „Arten" der ungeschlechtlichen Cyanophyceen, der apogamen und der autogamen Pilze. Man zerlegt z. B. die große Flechtengattung *Cladonia* (Becherflechten, Renntierflechten u. a.) in eine große Zahl von „Arten". Schein-

bar bestehen auch, wenn man sich auf die *Cladonien* eines eng begrenzten Gebietes beschränkt, ganz deutliche natürliche Artgrenzen, d. h. zwischen bestimmten größeren oder kleineren Gruppen von Elementararten, Linien oder wie man sonst sagen will, gibt es keine Zwischenformen. Aber die an einem Ort gerade zufällig fehlenden Zwischenformen leben häufig irgendwo anders, und ich glaube, daß es unschwer möglich sein dürfte, wenn man nur Europa, Nordasien und Nordamerika in Betracht zieht, eine Kollektion aller beschriebenen Arten von *Cladonien* zusammenzubringen und sie dann in einer langen Reihe so auszulegen, daß kein Mensch mehr eine Artgrenze erkennen kann. So ungünstig für die ordnungsliebenden Systematiker, ein solches „crux et scandalum botanicorum", sind freilich nur wenige Gattungen.

Was für Speziesgrenzen bei den autogamen oder asexuellen Organismen gilt, gilt auch für die Gattungsgrenzen. „Natürliche" Gattungsgrenzen beruhen auf größeren Lücken im Bestand, sehr viele Gattungsgrenzen sind aber ebenso willkürlich festgesetzt wie hier die meisten Artgrenzen, man denke nur, um ein Beispiel herauszugreifen, an die gegenseitige Abgrenzung der Flechtengattungen *Lecidea*, *Lecidella*, *Biatora* usw.

Bei den asexuellen und autogamen Organismen sind also, um es nochmals zu betonen, die „Arten" und die „Gattungen" Abstraktionen, es sind — für Systematik, Pflanzengeographie und zahlreiche andere Disziplinen absolut unentbehrliche — Sammelbezeichnungen für zahlreiche mehr oder weniger willkürlich zusammengefaßte Gruppen der eigentlichen systematischen Einheiten, der einzelnen „Linien", „Elementararten", oder wie man sich sonst ausdrücken will. Wenn „natürliche" Grenzen bestehen, so beruhen sie hier auf zufälligen Lücken im Bestande der „Linien".

Wesentlich anders ist die Sachlage bei den allogamen Organismen, d. h. den Pflanzen und Tieren, die sich geschlechtlich durch regelmäßige oder doch gelegentliche Fremdbefruchtung fortpflanzen.

Erblich einheitlich ist auch hier keine einzige „Spezies", jede ist vielmehr zusammengesetzt aus einer großen Zahl erblich verschiedener Typen, die aber sich ständig kreuzen und deren gegenseitige Unterschiede bei jeder geschlechtlichen Fortpflanzung kaleidoskopartig sich neu kombinieren.

„Natürliche", oft sehr augenfällige Artgrenzen finden wir auch hier, sie beruhen hier aber nicht bloß auf Lücken im Bestand", sondern es kommen noch andere Ursachen für natürliche Artgrenzen hinzu, die wir bei den asexuellen oder autogamen Organismen nicht gefunden haben: Zwei Gruppen von Elementararten, die zwischen sich keine deutliche Bestandlücke aufweisen, die sich aber nur jede in sich

sexuell fortpflanzen, werden den Eindruck zweier ganz scharf getrennter Arten machen.

Daß zwei Gruppen von Elementararten sich nicht geschlechtlich mischen und deshalb „natürlich" begrenzte Arten bilden, kann sehr verschiedene Ursachen haben. Zunächst kommen irgendwelche kleine Unterschiede im Bau oder in der Funktion der Sexualorgane — ungleiche Blütezeit bei vielen *Phanerogamen*, verschiedene Duftstoffe bei den Schmetterlingen, verschiedener Bau der Sexualorgane bei den Käfern usw. — in Betracht, die zwar die Paarung innerhalb einer Gruppe von Linien ermöglichen, aber keine Paarung mit Individuen der anderen Gruppe von Linien.

Eine sehr große Rolle spielt bei der Erzeugung deutlicher Artgrenzen bei allogamen Organismen die durch Zufälligkeiten bedingte räumliche Isolierung. Wenn eine Gruppe von Sippen in einem Tale lebt, eine andere Gruppe, die durch keinerlei Bestandslücken von der ersten Gruppe abgegrenzt ist, in einem anderen Tale, so wird jede so zufällig isolierte Gruppe eine Population bilden, die ganz den Eindruck einer von der anderen Gruppe deutlich verschiedenen „Art" macht.

Die ziemlich deutlichen Grenzen zwischen einer Anzahl in Spanien endemischer *Antirrhinum*-Arten beruhen nur darauf, daß eine Gruppe von Elementararten in einem Gebiete, eine andere in einem anderen durch Gebirge und dergl. abgetrennten Gebiete wohnt. Jede so isolierte Gruppe von Sippen kreuzt sich wegen dieser Isolierung nur in sich, und jede Gruppe bildet so ein ganz einheitlich aussehendes, in sich mendelndes Gemisch, eben eine Spezies.

„Natürliche" Artgrenzen entstehen also bei den allogamen Organismen, außer durch Lücken im Bestande, auch dadurch, daß gewisse Gruppen von Elementararten quasi Paarungsgenossenschaften bilden. Die Entstehung von Paarungsgenossenschaften kann durch kleine Unterschiede in Bau und Funktion der Sexualorgane, durch räumliche Isolierung und durch allerhand andere Ursachen bedingt sein. Für jede einzelne, natürlich abgegrenzte Spezies sind die Ursachen, aus denen sie „natürlich abgegrenzt" ist, wieder andere.

Von dieser Frage nach der Entstehung von Artgrenzen ganz verschieden ist die Frage, aus welchen Ursachen die heute lebenden Organismen sich entwickelt haben, vor allem, aus welchen Ursachen die tausenderlei zweckmäßig anmutenden Einrichtungen entstanden sind. Sonderbarerweise werden freilich sehr oft diese zwei ganz verschiedenen Fragen: „Entstehung von Artgrenzen" und „Evolution" durcheinandergeworfen und gleichzeitig zu beantworten versucht.

Paläontologie und vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte in erster Linie lehren uns, daß in früheren Perioden der Erdgeschichte andere Organismen als heute die Erde bevölkerten, und daß die heutigen Organismen sich aus den früher vorhandenen entwickelt haben müssen. Ein Vergleich der Organismen aus den ältesten Erdperioden mit denen aus späteren Perioden zeigt auch, daß im Laufe der Erdgeschichte zuerst nur sehr primitive Organismen und erst später höher entwickelte aufgetreten sind. Von manchen Organismen, besonders von manchen Tieren haben wir ein so zahlreiches paläontologisches Material, daß wir ganz deutliche Entwicklungsreihen erkennen können.

Daran, daß die Organismen im Laufe der Erdgeschichte sich langsam entwickelt haben, an der Tatsache der Evolution, kann heute kein Zweifel bestehen, aber darüber wie, aus welchen Ursachen die Evolution vor sich gegangen ist und noch heute vor sich geht, wissen wir sehr wenig.

Theorien der Evolution gibt es in großer Zahl, es kommt heute weniger darauf an, neue Theorien aufzustellen, als zu prüfen, wie weit die Voraussetzungen der alten Theorien mit den Ergebnissen der neueren Vererbungsforschung sich vertragen.

Mehr als eine solche Kritik wird uns freilich in absehbarer Zeit das Vererbungsexperiment nicht ermöglichen, aber schon eine solche Kritik kann einen großen Fortschritt bedeuten.

Im Grunde genommen sind es nur zwei Erklärungsversuche, die allen ernsthafteren Artbildungstheorien zugrunde liegen.

Das eine Erklärungsprinzip ist die Darwinsche **Selektionstheorie**, das andere ist die Lamarcksche Lehre von der **Vererbung erworbener Eigenschaften.**

Sehen wir zunächst einmal zu, wie weit die Voraussetzungen der Lamarckschen Theorie von der Vererbung erworbener Eigenschaften mit den Ergebnissen der Vererbungsversuche zusammenstimmen.

Darüber, wie im einzelnen dieses „Erwerben" neuer Eigenschaften, vor allem neuer nützlicher Eigenschaften vor sich geht, gibt es innerhalb des Lamarckismus eine ganze Anzahl weiterer Theorien, die man als „Funktionslamarckismus", „Psycholamarckismus" usw. bezeichnet hat. Was aber allen diesen verschiedenen lamarckistischen Theorien gemeinsam ist, das ist die Voraussetzung, daß „erworbene" Eigenschaften, also Veränderungen, die an einem Individuum infolge von allerhand Außeneinflüssen auftreten, immer, oder doch wenigstens meistens, vererbt werden. Sehen wir zu, wie weit diese Voraussetzung im Einklang steht mit den bekannten Tatsachen.

Die Frage lautet: hat die neue experimentelle Arbeit uns Tatsachen kennen gelehrt, die als Vererbung erworbener Eigenschaften im

Sinne dieser Theorie gedeutet werden müssen? Diese Frage haben wir ja in Vorlesung III und IV eingehend besprochen und wir müssen sie rundweg verneinen. Alle unsere experimentelle Erfahrung geht vielmehr dahin, daß erworbene Eigenschaften, d. h. Modifikationen in unserer Terminologie, nicht vererbt werden.

Es ist wahrscheinlich, daß sehr häufig Unterschiede zwischen Lokalrassen oder einander sehr nahe stehenden „Arten", die unter ganz verschiedenen Bedingungen leben, ganz oder größtenteils auf Modifikationen beruhen, daß diese „Arten" also gar nicht erblich voneinander verschieden sind, und daß es also dementsprechend möglich sein wird, durch Kultur unter gleichen Bedingungen die beiden Sippen einander gleich zu machen, sei es — wie bei den Pflanzen wohl meistens — schon in einer Generation, sei es — wie vielleicht bei den höheren Tieren die Regel ist — erst in zwei oder mehreren Generationen. Zur Differenzierung von Lokalrassen — die nicht konstant sind — mögen diese Modifikationen führen, aber zu einer irgendwie **fortschreitenden Differenzierung,** zur Ausbildung wirklich neuer Merkmale **führen sie nicht**.

Es bliebe also den unentwegten Lamarckianern nur der Einwand übrig, daß Modifizierungen, die **sehr** viele Generationen hindurch immer in gleicher Weise eingewirkt haben, schließlich zu erblichen Änderungen, d. h. zu einer Änderung der Modifizierbarkeit führen. Daß so sehr viele Botaniker und Zoologen dieser Anschauung zuneigen, rührt daher, daß eine Fülle von Tatsachen so gedeutet werden können. Aber alle diese Tatsachen können ebenso gut auch anders gedeutet werden. Das sei kurz an einem Beispiel demonstriert. Eine ganz ausgesprochen nützliche Eigenschaft sehr vieler phanerogamer Pflanzen besteht darin, daß ihr Wuchs sehr stark von Temperatur und Lichtintensität beeinflußt wird. Daß eine Löwenzahnpflanze im alpinen Klima einen gedrungenen Wuchs zeigt, ist für sie sehr nützlich, sie würde sonst erfrieren und vertrocknen. Es ist nun auffällig, daß, wenn von einer „Spezies" einzelne Sippen im Tiefland, andere im alpinen Klima zu Hause sind, daß dann fast immer die Sippen aus dem alpinen Klima stärker auf dieses Klima durch gedrungenen Bau reagieren als Tieflandsippen, die man in alpine Verhältnisse bringt, sowie daß auch unter den klimatischen Verhältnissen des Tieflandes gezogene „alpine" Sippen einen etwas gedrungeneren Bau haben als Tieflandsippen, die unter den genau gleichen Verhältnissen gehalten werden. So stellt Fig. 152 nebeneinander zwei genau gleich behandelte Sippen von *Melandrium rubrum* aus Norwegen dar, beide aus Samen in Berlin groß gezogen. Die Pflanze links stammt aus einer Höhenlage von etwa 1000 m (Finse auf der Hardanger Vidde), die andere (rechts) vom Meeresstrand (Sognefjord).

Das kann man sich so zurechtlegen, als ob die im alpinen Klima durch viele Generationen „gedrungen modifizierte“ Sippe von Finse auch in ihrer Modifizierbarkeit verändert worden sei. Ich finde, daß man mit demselben Rechte aber auch hier an einen Selektionserfolg denken kann, etwa der Art, daß in dem Klima von Finse durch „natürliche Zuchtwahl“ eine Sippe entstehen mußte, welche besonders stark mit gedrungenem Wuchs auf das alpine Klima reagiert. Jede Sippe, die in dem schon fast arktischen Klima von Finse nicht typischen Polsterwuchs zeigt, wird sich dort auf die Dauer nicht halten können.

Deuten kann man diese Beobachtungen also ebensogut „darwinistisch“ wie „lamarckistisch“. Ein Beweis für die Richtigkeit der einen oder der anderen Deutung ist aber nicht zu erbringen. Wer also will, kann heute noch mit der Vererbung erworbener Eigenschaften als einem wesentlichen Faktor der Artbildung rechnen, nur muß er sich klar sein, daß er dann mit einer völlig unbewiesenen Voraussetzung arbeitet.

In ähnlicher Weise hat man auch vielfach die Zahmheit unserer Haustiere als eine „erworbene und weiterhin vererbte Eigenschaft“ gedeutet. Daß die Haustiere zahm sind und schon zahm geboren werden, kann aber auch einfach die Folge einer Auslesewirkung sein. Wer einmal wilde junge Tiere zu zähmen versucht hat, der wird finden, daß die eingefangenen jungen Wildlinge (z. B. sehr deutlich bei Wildkaninchen) sehr ungleich „wild“ sind. Von 10 jungen Wildkaninchen brechen sich sicher einige besonders ungebärdige im Käfig den Hals und einige weitere reißen bei irgend einer Gelegenheit doch schließlich aus, und nur schon von vornherein etwas zahmere — vielleicht auch dümmere — Tiere kommen in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung. Bei jeder Zähmung einer wilden Art spielen also unbeabsichtigte Auslesevorgänge mit. Auch dieses Tatsachenmaterial kann vorläufig ebenso gut darwinistisch wie lamarckistisch gedeutet werden.

Eine zweite Voraussetzung, die wenigstens ein großer Teil der im weitesten Sinne lamarckistischen Theorien macht, ist die, daß die Organismen die Fähigkeit besäßen, **direkt** „nützliche“ neue Eigenschaften anzunehmen, daß das „Bedürfnis“ nach einer neuen nützlichen Eigenschaft diese „direkt bewirke“, um hier einen Ausdruck von NAEGELI zu gebrauchen. Diese Fähigkeit sei eine weiter nicht zu erklärende Eigenschaft aller Organismen.

Viel Befriedigung gewährt diese Erklärung nicht, gerade das, was erklärt werden soll, wird ja hierbei als Erklärungsprinzip angenommen, und die Ansicht, daß wirklich ganz allgemein die Organismen die Fähigkeit hätten, durch „direkte Bewirkung“ von allerhand Außeneinflüssen nützliche neue Eigenschaften anzunehmen, ist sicher

unrichtig. Es ist merkwürdig, mit welcher Zähigkeit vielfach auch heute noch an dieser Ansicht festgehalten wird. Wahrscheinlich liegt das an einem sehr oft gezogenen unberechtigten Schluß aus der nachgenannten an sich richtigen Beobachtung.

Es ist eine allen Botanikern geläufige Tatsache, daß bei vielen Pflanzen durch allerhand Außeneinflüsse nützlich erscheinende Änderungen im anatomischen Bau usw. hervorgerufen werden.

Zieht man Mangrovepflanzen in gewöhnlichem salzfreiem Boden und versorgt sie reichlich mit Wasser, so bilden sie Blätter aus mit dünner Cuticula und mit nicht eingesenkten Spaltöffnungen, während sie auf ihrem natürlichen Standort im salzigen Meerwasser, wo die

a b

Fig. 152. Unter genau gleichen Verhältnissen im Friedrichshagener Versuchsgarten aus Samen großgezogene Pflanzen von *Melandrium rubrum*. Die Pflanze a aus einer Sippe von Finse (Hardanger Vidde in etwa 100 m ü. M.). Die Pflanze b aus einer Tieflandsippe (von Amble am Sognefjord).

Wasserzufuhr stark erschwert ist, durch dicke Cuticula und stark eingesenkte Spaltöffnungen gegen zu starken Wasserverlust geschützt sind. Wir sehen also, daß tatsächlich durch die veränderten Außeneinflüsse — reichliche Wasserversorgung — diese Pflanzen in direkt vorteilhafter Weise verändert werden. Solche Beispiele ließen sich leicht zu hunderten aufzählen, und daraus sind dann oft die Schlüsse gezogen worden, daß eben diese direkte Anpassungsfähigkeit eine ganz allgemeine, allen Organismen inhärente, nicht weiter erklärbare Eigenschaft sei, und genau so wie in unserem Beispiel durch den Einfluß der veränderten Lebenslage ganz direkt in der Mangrovepflanze eine neue nützliche Eigenschaft — dünne Cuticula — hervorgerufen werde, genau ebenso seien

überhaupt die zahlreichen nützlichen Eigenschaften, das „Angepaßtsein" der Organismen zustande gekommen.

Diese Schlußfolgerung hat viele Mängel; für uns ist sie unannehmbar, weil in der geschilderten Veränderung, welche die Mangrovepflanze erleidet, gar keine „Entstehung eines neuen Merkmales" sehen können, sondern nur eine Modifizierung. Vererbbares und charakteristisches Merkmal unserer Mangrovepflanze ist nicht eine bestimmte Dicke der Cuticula und eine bestimmte Form der Spaltöffnungen, sondern nur eine typische Art und Weise, auf die verschiedenen Außeneinflüsse innerhalb gewisser Grenzen mit einer bestimmten Cuticuladicke und einer bestimmten Form der Spaltöffnungen zu reagieren.

Das „nützliche Merkmal" besteht nicht in einer bestimmten Cuticuladicke, sondern in der Fähigkeit, je nach der Wasserzufuhr usw. eine mehr oder weniger dicke Cuticula auszubilden, und speziell in der Fähigkeit, unter Umständen eine sehr dicke Cuticula zu produzieren, eine dickere als viele andere Pflanzen.

Genau in gleicher Weise sind überhaupt alle nützlichen Merkmale im Grunde genommen immer nur bestimmte **„vorteilhafte Modifizierbarkeiten"**. Vor allem bei Pflanzen, die bald unter diesen, bald unter jenen voneinander sehr verschiedenen Verhältnissen zu leben gezwungen sind, z. B. bei den amphibischen Pflanzen ist das sehr auffällig. Kultiviert man einen Wasserhahnenfuß *Ranunculus aquatilis* im Wasser, so bildet er Blätter aus, die ganz ausgesprochen vorteilhaft für ein Leben unter Wasser gebaut sind, bei Kultur auf dem Lande dagegen bildet er Blätter, die ganz vorteilhaft für ein Leben in der Luft eingerichtet sind. Das nützliche Merkmal dieser *Ranunculus*-Art ist also nicht eine bestimmte Blattform, sondern auch wieder seine „Reaktionsweise", seine typische Modifizierbarkeit. Hier in diesem Beispiele ist dies ja sehr augenfällig, aber im Grunde genommen ist diese Sache überall die gleiche. Ein „Angepaßtsein" eines Organismus besteht nicht in einer bestimmten Form, Farbe, Struktur usw., sondern immer nur darin, daß er durch die Außenbedingung, unter denen er lebt, in vorteilhafter Weise modifizierbar ist.

Wenn wir also fragen und erklären wollen, wie die vorteilhaften Eigenschaften der Organismen entstanden sind, so lautet im Grunde genommen die Frage immer: Wie ist die vorteilhafte **Modifizierbarkeit** entstanden? Auf diese Frage, die uns allein interessiert, geben aber die Theorie der „direkten Bewirkung", der „Psycholamarckismus" usw. keine Antwort. Diese Theorien machen alle gerade das zur Voraussetzung, was erklärt werden soll.

Wir können somit in den verschiedenen LAMARCKschen Theorien keine Erklärung und keinen Fortschritt unserer Erkenntnis erblicken. Auf diesem Wege ist das Rätsel der Evolution nicht zu lösen.

Wie steht es nun mit den Voraussetzungen der anderen Theorie, der Selektionstheorie?

Die in voller Klarheit zuerst von DARWIN ausgesprochene reine Selektionstheorie hat zwei Voraussetzungen, erstens die, daß alle Organismen beständig erblich „variieren", und dann die zweite, daß sehr viel mehr Organismen erzeugt werden, als am Leben bleiben können. Daraus folgt der „struggle for life" und daraus dann „survival of the fittest", d. h. eine natürliche Selektion der Varianten, die besser sind als die Stammrasse. Ein solcher Prozeß muß zu einer fortschreitenden Differenzierung und zu immer besserem Angepaßtsein der Organismen führen, wenn nur die Häufigkeit und die Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen groß genug ist.

Was die Einfachheit und die geringe Zahl von Voraussetzungen und Hilfshypothesen angeht, so ist diese DARWINsche Selektionstheorie geradezu das Ideal einer Theorie, die einen so ungeheuer komplizierten Prozeß wie den der Evolution und vor allem der Entstehung der oft ja so ungemein „zweckmäßigen" Eigenschaften erklären will.

Eine andere Frage ist, ob — angenommen die Voraussetzungen seien richtig — die Selektionstheorie wirklich genügt, um zu erklären, was sie erklären soll. Darüber gehen die Meinungen bekanntlich sehr auseinander; es gibt manche Botaniker und viele Zoologen, welche diese Frage rundweg verneinen, die erklären, daß es nicht möglich sei, sich vorzustellen, wie bloß durch natürliche Zuchtwahl aus völlig „richtungslosen" Variationen so komplizierte Gebilde wie etwa die Augen der Wirbeltiere oder die spezialisierte Zunge eines Spechtes entstehen könnten. Zu entscheiden ist diese Frage heute nicht, dazu wären sehr langwierige Versuche nötig, an die sich bisher niemand gewagt hat. Unsere Aufgabe kann es zunächst nur sein, zu prüfen, ob die Voraussetzungen der Theorie zutreffen.

Von den beiden Voraussetzungen ist die eine, daß sehr viel mehr Organismen erzeugt werden, als am Leben bleiben können, daß ein „Kampf ums Dasein" stattfindet, zweifellos zutreffend. Die andere Voraussetzung, daß alle Organismen „erblich variieren", ist zwar ebenfalls zweifellos richtig, aber als Auslesematerial können solche Variationen nur dann genügen, wenn sie nicht allzu selten auftreten und vor allen Dingen, wenn sie in sehr großer Mannigfaltigkeit entstehen. DARWIN selbst war der bestimmten Ansicht, daß die Zahl und Mannigfaltigkeit der erblichen Variationen als Auslesematerial genüge. Seit

Darwin ist aber das, was er als hereditary variations, als Auslesematerial im Kampf ums Dasein angesehen hat, sehr weitgehend analysiert worden. Darwins hereditary variation ist nur ein Sammelname für ganz verschiedene Dinge, und wir wissen heute, daß die Auslese von solchen Variationen ein sehr verschiedenes Ergebnis haben muß, je nachdem, um welche Kategorie der Variationen es sich handelt.

Was Darwin unter „erblichen Variationen" verstand, ist dreierlei, nämlich:

1. Bei den autogamen und ebenso bei den sich nur ungeschlechtlich fortpflanzenden Organismen ist Variation im Sinne Darwins zum Teil nur ein Ausdruck dafür, daß das, was wir als eine Spezies mit einem Namen bezeichnen, in Wirklichkeit besteht aus einem Gemenge von zahlreichen kleinsten systematischen Einheiten. Wenn wir sehen, daß die Individuen eines Rasens einer blaugrünen Alge *Oscillaria sancta*, z. B. sehr deutlich „erblich variieren", so rührt dies daher, daß dieser Bestand aus einem Gemenge verschiedener Klone besteht. Isolieren wir ein Individuum — einen einzelnen Faden — und ziehen uns daraus einen neuen Bestand heran, so fehlt auf einmal, abgesehen von einzelnen Mutationen, die vorher auffällige erbliche Variation gänzlich.

2. Bei allogamen Organismen beruht der größte Teil der erblichen Variationen auf dem, was wir Variation durch Neukombination genannt haben, d. h. also in der Hauptsache auf dem beständigen Entstehen und Vergehen von Kombinationen mendelnder Faktoren.

3. Bei allogamen und autogamen Organismen besteht ein kleiner Teil der erblichen Variationen im Sinne Darwins aus dem, was wir Mutationen genannt haben, d. h. aus erblichen Variationen, welche nicht bloß auf der Neukombination schon bestehender Verschiedenheiten beruhen, sondern wo Verschiedenheiten aus anderen meist unbekannten Ursachen neu entstehen.

Es ist dashalb die Frage, wie wirkt die natürliche Zuchtwahl auf diese drei unterscheidbaren Kategorien von erblicher Variation ein?

Wir wollen uns das an konkreten Beispielen klarmachen.

Wir gehen aus von einem Bestand von Hafer, der aus einer großen Zahl von verschiedenen Linien besteht. Unsere gewöhnlichen, nicht weiter durch sorgfältige Züchtung gereinigten Landhafersorten, also der Hafer, den Landwirte aussäen, die nicht irgendwoher einheitliches reines Saatmaterial beziehen, oder sich selbst welches gezüchtet haben, stellen ein solches Gemisch von sehr zahlreichen, oft von hunderten von Linien dar. Diese Linien sind sehr ungleich widerstandsfähig gegen allerhand Pilzkrankheiten, Rost etwa, von wenig empfänglichen Linien bis zu ganz hochgradig empfänglichen gibt es eine lange Reihe von Abstufungen der Empfänglichkeit.

Wenn nun in der Gegend, wo diese Haferpopulation angebaut wird, mehrere Jahre hindurch Rost sehr stark auftritt — infolge der Witterungsverhältnisse etwa — dann wird in der Haferpopulation ein Ausleseprozeß erfolgen. Die Individuen, welche den stark empfänglichen Linien angehören, werden größtenteils getötet werden, die, welche den ganz oder fast immunen Linien angehören, werden sich nahezu unvermindert entwickeln und fortpflanzen. Die Folge wird sein, daß nach einigen Jahren infolge dieses Selektionsprozesses die stark rostempfänglichen Linien ausgestorben sind, und daß die Population jetzt nur aus den ganz wenig empfänglichen Linien zusamengesetzt ist. Die Population ist somit durch die natürliche Auslese stärker immun gegen Rost geworden. Soweit wird also die Selektion Erfolg haben, aber auch nur soweit. Denn hier bewirkt die Selektion nur eine Auslese der am wenigsten rostempfänglichen unter den ursprünglich schon **vorhandenen** Linien, und wenn erst einmal diese Isolierung erreicht ist, dann wird auch eine noch so lange fortgesetzte Selektion wirkungslos bleiben, — wenn nicht zufällig durch eine **Mutation** eine noch weniger rostempfängliche reine Linie entsteht.

Etwas anders ist der Verlauf eines natürlichen Selektionsprozesses, wenn Variation durch Neukombination das Auslesematerial liefert.

Wir hatten schon früher in Vorlesung XVI S. 341 gehört, daß eine auch noch so bunt zusammengesetzte Population, innerhalb welcher eine freie „Panmixie“ besteht, in ihrer bunten Zusammensetzung sich dauernd gleich bleibt, solange keine Auslese stattfindet. Wird dagegen irgendeine bestimmte Kombination, d. h. irgendein bestimmter herausmendelnder Typ dauernd ausgemerzt, oder werden bestimmte Typen stärker vermehrt als andere, so erfolgt eine Veränderung in der Zusammensetzung der Population, die ausgemerzten Typen werden langsam seltener (Vorlesung XVI S. 347). Ebenso wie es künstlich möglich ist, aus einem solchen mendelnden Gemische jede beliebige Kombination, d. h. jeden beliebigen Typus rein heraus zu züchten, ebenso wirkt auch, freilich sehr langsam, jede natürliche Auslese auf eine mehr oder weniger vollständige Reinzucht bestimmter in dem Gemisch vorkommender Typen hin. Weiter als bis zur Isolierung eines schon von vornherein in der Population vorhandenen Typus wirkt aber die Auslese auch hier nicht.

Damit ist nun freilich keineswegs gesagt, daß nicht doch auf diesem Wege bis zu einem gewissen Grade eine Evolution möglich sei. Wenn man bedenkt, wie ungeheuer groß die Zahl der Kombinationen ist, die schon eine einfache Rassenkreuzung oft ergibt, so wird man finden, daß damit ein großes Selektionsmaterial gegeben ist, aber eine dauernde, fortschreitende Evolution ist auf diesem Wege nicht möglich,

Ferner müssen wir auch uns immer daran erinnern, daß es große Organismenklassen gibt, die keine geschlechtliche Fortpflanzung haben, bei denen somit auch die ganze Variation infolge von Bastardspaltung ausgeschlossen ist!

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß von den verschiedenen Arten von erblicher Variation einzig und allein die „Mutationen" ein Auslesematerial für eine fortschreitende Entwicklung darbieten.

Die Selektionstheorie steht und fällt also damit, ob es sich zeigt, daß die Mutationen häufig genug und in genügender Mannigfaltigkeit vorkommen, um einen wirksamen Selektionsprozeß zu ermöglichen, oder ob dies nicht der Fall ist. —

Leider wissen wir heute über diese Frage noch sehr wenig. Auch wenn man mit einem Organismus sehr umfangreiche Stammbaumkulturen in der üblichen Weise ausführt, kann man sich noch kein Urteil über die Häufigkeit der Mutationen bilden. Das ist wohl leicht zu zeigen. Wenn ich z. B. von einer selbstbefruchteten Löwenmaulpflanze 1000 Nachkommen heranziehe, aus dieser Generation wieder eine Pflanze herausgreife und von ihr dann wieder 1000 Nachkommen erhalte usw. mehrere Jahre lang, so finde ich vielleicht trotz der großen Individuenzahl des Versuches keine einzige Mutation, auch wenn sehr viele vorgekommen sind. Die Mehrzahl der Mutationen unserer früher besprochenen Kategorie 2 („Faktor-Mutationen") ist eben rezessiv, wird also nur erkannt, wenn zufällig gerade ein solches „latent" mutiertes Individuum zur Weiterzucht herausgegriffen wird.

Wie häufig heterozygotisch mutierte Individuen vorkommen, kann man nur feststellen, wenn man von einem Individuum etwa 1000 Nachkommen heranzieht und von jeder von diesen 1000 Pflanzen dann wieder je etwa 100 Nachkommen. Verfährt man so, dann findet man fast in jedem solchen Versuche einige Mutanten der Kategorie 2.

Abgesehen von *Oenothera Lamarckiana*, für die als Dauerbastard besondere Verhältnisse vorliegen, und von der aus man allgemeine Schlüsse kaum ziehen darf, wissen wir über die Häufigkeit von Mutationen und über ihre Mannigfaltigkeit nur bei *Antirrhinum* und *Drosophila* einigermaßen Bescheid. Wenn aber z. B. bei *Antirrhinum* auf 1000 Individuen mindestens eines kommt, das in irgend einer Richtung mutiert ist, so gibt das für einen natürlichen Selektionsprozeß schon ein sehr großes Material. Zumal, wenn man bedenkt, daß jede Mutation, die auf dem Entstehen eines mendelnden Grundunterschiedes beruht, bei den sich amphimiktisch fortpflanzenden Organismen ohne weiteres die Zahl der bis dahin möglichen Kombinationen, d. h. der möglichen ver-

schiedenen erblichen Sippen verdoppelt, gewinnt die Wichtigkeit dieser Mutationen an Bedeutung. Auch das, was man über die Häufigkeit von Mutationen bei vielen anderen Organismen weiß, läßt die Häufigkeit genügend groß dafür erscheinen, daß die Mutationen als Auslesematerial bei der natürlichen Zuchtwahl dienen. Es bliebe zunächst nur noch der Einwand übrig, daß die Mutationshäufigkeit bei kultivierten Organismen ungewöhnlich groß sei. Anhaltspunkte dafür, daß dies der Fall sei, haben wir aber nicht.

Eine ganz andere Frage ist aber, ob die Mannigfaltigkeit der Mutationen auch so groß ist, daß damit ein Auslesematerial in genügender Reichhaltigkeit geboten wird. Auslesematerial für eine Weiterentwicklung der Art liefern von den früher (Vorlesung X) von uns unterschiedenen Kategorien nur die Mutationen, die auf dem Entstehen eines neuen mendelnden Grundunterschiedes beruhen, die Mutationen vom Typus der *Oenothera Lamarckiana* und die Mutationen, die auf Änderung der Chromosomenzahl zurückzuführen sind.

Darüber, wie weit verbreitet Mutationserscheinungen vom *Oenothera*-Typ auch sonst vorkommen, wissen wir, wie schon früher gesagt, fast nichts, sie kommen jedenfalls bei sehr vielen — wohl der Mehrzahl aller — Organismen nicht vor. Wo sie aber vorkommen, da liefern sie ganz zweifellos ein sehr reichhaltiges Auslesematerial für eine natürliche Zuchtwahl.

Für die große Mehrzahl aller Organismen kommen als Auslesematerial nach dem heutigen Stande unseres Wissens nur die Mutationen der Kategorie 2 und 5 (Faktor-Mutationen und Änderungen im Chromosomenbestand) in Betracht.

In der Frage, ob Mutationen der Kategorie 2 in genügender Mannigfaltigkeit auftreten, um ein Auslesematerial zu liefern, auf dem die fortschreitende Entwicklung der Organismen beruhen könnte, hat die „Presence-Absence-Theorie“ eine ganz verhängnisvolle Rolle gespielt. Wir haben gehört, daß bei der Mehrzahl der einwandsfrei festgestellten Mutationen der neuaufgetretene Typus rezessiv ist gegenüber der Merkmalsausbildung der Stammform. In der Presence-Absence-Theorie ausgedrückt heißt das: „Die Stammrasse **hat** eine Eigenschaft, welche die neue Rasse **nicht hat**.“ Daraus hat man weiterhin gefolgert, alle oder doch die Mehrzahl der sicher festgestellten Mutationen beruhe auf einem „Verlust einer Eigenschaft“ und es sei doch widersinnig anzunehmen, daß eine Weiterdifferenzierung der Organismen nur durch einen fortschreitenden Verlust von Eigenschaften erfolgen soll.

Nun ist aber die ganze Ausdrucksweise von „Verlust“ bezw. „Gewinn“ einer Eigenschaft eine sehr schiefe, wie in Vorlesung VII S. 110 dargelegt worden ist.

Die Tatsache ist nur die, daß die in den Versuchen neu aufgetretenen Typen bei Kreuzung meist rezessiv sind gegen die Ausgangsrasse. Damit ist aber nicht gesagt, daß dieser neuen Rasse irgend etwas „fehlt", was in der Stammrasse enthalten ist. Die ganze Unterscheidung von positiven und negativen Eigenschaften, von „Verlust"- und „Gewinn"-Mutationen ist unbegründet, beruht nur auf einer Infizierung unserer Denkweise durch die sprachliche Formulierung der Rassenunterschiede.

Genau für ebenso undurchführbar wie die Unterscheidung von „positiven" und „negativen" Mutationen halte ich auch die Unterscheidung von „progressiven" und „regressiven" Mutationen. Meist wird progressiv einfach im Sinne von „positiv" der Presence-Absence-Theorie gebraucht. Häufig spricht man von progressiv und regressiv aber auch in dem Sinne, daß, wenn der neue durch Mutation entstandene Typ quasi auf einer Entwicklungsstufe stehen bleibt, welche die Stammrasse in ihrer Ontogenie durchläuft, eine regressive Mutation vorliege. Eine regressive Mutation in diesem Sinne wäre dann z. B. bei *Antirrhinum* die Entstehung einer radiär pelorischen Rasse aus einer zygomorphen. Prüft man die heute genau bekannten Mutationen daraufhin durch, ob sie progressiv oder regressiv in diesem Sinne sind, so ergibt sich, daß sie teils progressiv teils regressiv sind, meistens wird sich die Frage überhaupt nicht entscheiden lassen, ich wüßte z. B. nicht, ob die Angora-Form der Haare bei den Kaninchen als progressiv oder regressiv gegenüber der kurzen Behaarung der Stammform bezeichnet werden sollte.

Ich finde somit, daß wir zunächst am besten tun, gar keine Bewertung der Mutationen, gar keine Einteilung in positive und negative oder progressive und regressive zu versuchen. Wir schaffen uns damit bloß eingebildete Schwierigkeiten.

Jedenfalls wäre es völlig falsch, bloß deshalb, weil die Mehrzahl der in unseren Versuchen gefundenen Mutanten der Kategorie 2 rezessiv ist, alle diese Mutanten für bedeutungslos für die Artbildung zu halten.

Dafür, daß Mutationen dieser Art eine große Rolle bei der Artbildung und Evolution spielen, spricht vor allem, daß wir immer wieder finden, daß wildlebende verschiedene Rassen ein und derselben Art im allgemeinen untereinander nur mendelnde Unterschiede aufweisen, also gerade die Unterschiede, die durch diese Mutationen der Kategorie 2 entstehen.

Dafür spricht, daß auch vielfach nahe miteinander verwandte Arten nur solche Verschiedenheiten aufweisen.

Dagegen spricht aber, daß die Mehrzahl der Spezies-Unterschiede und erst recht die Unterschiede zwischen den Gattungen und noch höheren systematischen Einheiten anderer Art sind, und nicht leicht als Summierung von solchen kleinen durch je eine Mutation entstandenen Grundunterschieden aufgefaßt werden können.

Ich kann mir zwar ganz gut vorstellen, daß allein durch Selektion von Mutanten der Kategorie 1 aus der gleichen Stammart *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum latifolium* entstanden seien. Aber schon die Differenzierung von *Antirrhinum majus* und *Antirrhinum Orontium* aus einer Ausgangsart is auf diesem Wege nicht recht denkbar.

Hier müssen wohl noch andersartige Mutationsvorgänge mitspielen, die wir aus unsern Experimenten bisher noch nicht kennen.

Vielleicht spielt hierbei aber auch noch der folgende Umstand mit: Wenn durch sehr viele „Faktor-Mutationen" die Unterschiede zwischen den homologen Chromosomen zweier Sippen, die beide von der gleichen Ausgangssippe abstammen, sehr groß geworden sind, könnten dadurch schon Störungen der Mendelspaltung, Unmöglichkeit weiterer Kreuzungen u. dergl. eintreten. Wenn also zwei verwandte Arten miteinander nicht mehr kreuzbar sind, oder sehr unregelmäßige Vererbung der Bastarde zeigen, so könnten die Unterschiede trotzdem nach und nach durch eine lange Reihe einzelner Faktormutationen entstanden sein.

Daß Mutationen der Kategorie 5 ebenfalls als Auslesematerial eine große Wichtigkeit haben können, ist nach den vorhin besprochenen so außerordentlich wichtigen Versuchen Blakeslees an *Datura* wohl außer allem Zweifel. Dafür spricht auch die Tatsache, daß wir so oft in einem Verwandtschaftskreis von Arten finden, daß die einzelnen Arten Chromosomenzahlen aufweisen, welche alle ein vielfaches einer bestimmten allen gemeinsamen Grundzahl darstellen.

Heute können wir die Frage, ob die Mutationen ein genügendes Auslesematerial liefern, um darauf die Selektionstheorie aufzubauen, weder verneinen noch bejahen. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß wir in wenigen Jahren diese Frage werden glattweg bejahen können, und ich sehe in der reinen Selektionstheorie, die heute fester steht als je, vorläufig jedenfalls den einzigen ernsthaften Versuch zu einer Erklärung der Evolution.

Wenn wir in dem Entstehen von erblichen Variationen die Grundlage für die natürliche Zuchtwahl und damit für die Evolution sehen, so gewinnt dadurch die Frage nach dem Sinn der geschlechtlichen

Fortpflanzung, von der wir in der letzten Vorlesung gesprochen hatten, ein ganz anderes Aussehen.

Entsteht in einer sich ungeschlechtlich oder autogam fortpflanzenden Spezies in einem Individuum ein neuer Grundunterschied, d. h. erfolgt eine Mutation der Kategorie 2, so ist damit nur eine einzige erbliche Variation als neues Auslesematerial gegeben, aber in einer geschlechtlich und allogam sich fortpflanzenden Art ist durch Kombination des neuen Grundunterschieds mit allen vorhandenen alten gleich eine sehr große Zahl neuer Variationen gegeben. Im Grunde genommen wird damit die Zahl der schon vorhandenen Variationen einfach verdoppelt. Vor allem hängt nun ferner aber auch ein Außenmerkmal, z. B. eine bestimmte Blütenfarbe, immer von vielen Faktoren ab. Es könnte z. B. rote Blütenfarbe für eine autogame Spezies, etwa für Bohnen, vorteilhaft sein. Wir hätten nun eine Population von Bohnen, die weiße Blüten hat, und zwar sollen ihnen 3 Faktoren der roten Farbe fehlen. Es kann nun durch Mutation in einer solchen weißen Bohnenpopulation in einer Pflanze der eine Faktor für rote Farbe, in einer anderen Pflanze der zweite Faktor und in einer dritten Pflanze der dritte Faktor „entstehen", d. h. je eine idioplasmatische Voraussetzung erfüllt werden. Keine von diesen Mutationen wird eine Veränderung der Blütenfarbe hervorrufen. Hätten wir aber den gleichen Vorgang in einer allogamen Art, dann würden durch die Kreuzung und die Neukombinationen der Erbeinheiten sehr rasch die 3 Faktoren, auch wenn sie in ganz verschiedenen Individuen entstanden sind, auch einmal in einem Individuum zusammenkommen. Bei der autogamen Spezies würde dagegen eine rote Blütenfarbe nur dann entstehen, wenn in der gleichen Sippe gleichzeitig oder hintereinander alle 3 Mutationen erfolgen. Daß da die allogamen Organismen bessere Aussichten haben, daß ein solches neues Merkmal auftritt, daß ihre Variationsmöglichkeit viel größer ist, ist klar.

Ferner müssen nun aber auch allogame Organismen, wenn sie unter natürlicher Zuchtwahl stehen, eine sehr viel größere **„Plastizität"** zeigen. Was wir darunter verstehen wollen, werden wir gleich hören. Haben wir eine große Population von zahlreichen reinen Linien einer **auto**gamen Pflanze, etwa von Bohnen, mit verschiedener Blütenfarbe, so wird ein hier einsetzender scharfer Selektionsprozeß etwa auf rote Blütenfarbe hin sehr rasch zu einer Isolierung von reinen Linien mit roter Blütenfarbe führen, die konstant bleiben, außer wenn durch Mutationen farblose Individuen auftreten. Ändern sich nun die Außenbedingungen, erfolgt eine scharfe Selektion in einer anderen Richtung, etwa auf weiße Blüten hin, so bieten die allein übrig gebliebenen roten Linien **keinerlei** Auslesematerial, die Art stirbt vielleicht aus.

Ganz anders ist der Hergang in einem Bestand eines **allo**gamen Organismus. Ein auch noch so scharfer Selektionsprozeß führt hier im allgemeinen auch nach jahrelanger Wirkung nicht zur völligen Reinzucht, nicht zur Isolierung reiner **homo**zygotischer Rassen. Erinnern Sie sich an den Selektionsversuch mit braunen und gelben Kaninchen, den wir früher (S. 347) besprochen haben. Auch wenn jahrzehntelang alle gelben Tiere vernichtet werden, wenn also ganz scharf auf braune Haarfarbe hin selektiert wird, dann bleiben doch immer noch heterozygotische Tiere übrig; und sollten sich die Bedingungen ändern und nun die gelben Tiere im Vorteil sein, so könnte durch natürliche Selektion aus dem vorher äußerlich nahezu homogenen braunen Kaninchenvolk eine gelbe Rasse hervorgehen. Nur wenn die selektierte Eigenschaft ausschließlich auf rezessiven Faktoren beruht, dann führt auch bei allogamen Organismen ein natürlicher Selektionsprozeß unter Umständen zu einer ganz konstanten Rasse, aber dies ist nur ein sehr seltener Spezialfall.

Beruht die ganze Evolution im wesentlichen auf natürlicher Zuchtwahl, dann sind die sich geschlechtlich und allogam fortpflanzenden Organismen so sehr viel günstiger gestellt, **daß hierdurch allein schon die Ausbildung und Erhaltung der Sexualität erklärt sein könnte.**

Vorlesung XIX

Die Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Medizin, Anthropologie und Rassenhygiene

In den bisherigen Vorlesungen haben wir die Beispiele für Vererbungserscheinungen aus den allerverschiedensten Organismengruppen entnommen, ich habe auch immer wieder betont, daß die heute erkannten Gesetzmäßigkeiten eine ganz allgemeine Gültigkeit haben. Bei der Vererbung der Rassenunterschiede zweier Schnecken gelten dieselben Gesetze wie bei der Vererbung der Rassenunterschiede bei Käfern und Vögeln und Pflanzen. Genau die gleichen Gesetze gelten auch für den Menschen.

Noch immer ist freilich gerade über Vererbung beim Menschen ganz merkwürdig wenig bekannt, und wenn auch beim Menschen jede Möglichkeit zu experimentieren d. h. jede Möglichkeit zu willkürlicher Paarung fehlt, und wenn auch durch die geringe Zahl der Kinder eine weitere große Schwierigkeit entsteht, so könnten wir dennoch viel weiter

sein, als wir heute sind, wenn man nur endlich einmal durch exakte, dem heutigen Stand der Wissenschaft entsprechende Stammbaumaufnahmen einwandfreies Material sammeln wollte.

Fig. 153. Eineiige Zwillinge (nach einer von Prof. H. Poll erhaltenen Photographie).

Was wir heute als eine Menschenrasse bezeichnen, ist eine sehr gemischt zusammengesetzte „Population“. Wenn wir etwa drei bis vier stark verschiedene, aber miteinander fertile und weiterhin auf mendelnde *Antirrhinum*-Arten zusammenkreuzen und die Bastarde dann

bei völliger Panmixie sich zu einem nach Millionen zählenden Bestand vermehren lassen, in welchem ferner sehr zahlreiche Mutanten auftreten und erhalten bleiben, dann bekommen wir ein *Antirrhinum*-Volk, das

Fig. 154. Eineiige Zwillinge.

vielleicht ungefähr so bunt zusammengesetzt ist wie etwa heute die Bevölkerung des Deutschen Reiches. Jedes einzelne Individuum in einer solchen Population ist ein komplizierter Heterozygot und jede sexuelle Fortpflanzung ist eine neue Kreuzung zwischen zwei solchen Heterozygoten. Es ist nicht zu erwarten, daß unter Millionen von Individuen auch nur zwei einander erblich gleich wären.

Ein solcher Heterozygotenbestand bleibt, wie wir S. 341 gehört haben, in seiner charakteristischen Buntscheckigkeit bestehen, so lange kein Selektionsprozeß eingreift.

Eine einigermaßen genaue Bastardanalyse, entsprechend den für *Antirrhinum* und für die Nagetiere in Vorlesung VII mitgeteilten Bastardanalysen, ist für den Menschen dem eben Gesagten entsprechend sehr schwierig und sie ist auch noch längst nicht durchgeführt. Man hat nur begonnen einzelne Unterschiede zwischen zwei Individuen zu studieren und ihre Vererbungsweise zu verfolgen.

Ehe wir auf die Besprechung der auf diesem Wege heute schon erkannten Gesetzmäßigkeiten eingehen, ist es vielleicht gut, kurz auf einen sehr häufig begangenen Fehler hinzuweisen. Es wird so oft vergessen, daß das Aussehen eines Individuums abhängt von zwei Dingen: **1.** von der ererbten Reaktionsweise, der ererbten „Anlage“ und **2.** von der zufälligen Bedingungskonstellation, unter der dieses Individuum sich gerade entwickelt hat. Mit andern Worten: Man darf die weitgehende Modifizierbarkeit aller Organismen nicht vergessen. „Individuelle“ Unterschiede zwischen zwei Menschen beruhen wie bei allen allogamen Organismen (vergl. S. 309) meist gleichzeitig auf ererbten Unterschieden und auf ungleicher Modifizierung.

Wie weit individuelle Unterschiede nur auf ungleicher Modifizierung beruhen können, ist freilich gerade für den Menschen nur sehr schwierig feststellbar, weil es nicht möglich ist, etwa mehrere erblich völlig gleiche Individuen unter stark verschiedenen Bedingungen aufwachsen zu lassen. Erblich gleich sind im allgemeinen beim Menschen nur Individuen, die aus der gleichen befruchteten Eizelle abstammen, d. h. „eineiige“ Zwillinge. Daß, wohl nur durch ungleiche Außeneinflüsse, derartige erblich gleiche Individuen deutlich verschieden sein können, zeigt ein Blick auf Fig. 153 u. 154, in der zwei Paare eineiiger Zwillinge abgebildet sind. Die Zwillingsgeschwister sind, obwohl sie unter sehr gleichartigen Verhältnissen aufgewachsen sind, doch deutlich verschieden.

Man darf also auch beim Menschen nie vergessen, daß immer nur eine gewisse Modifizierbarkeit vererbt wird, oder um es populär auszudrücken, eine gewisse Anlage. Was aus einem Individuum wird, hängt außer von dieser Anlage auch ab von den Bedingungen, unter denen es aufwächst. Wenn ein Individuum die „Anlage“ zu einem Leistenbruch ererbt hat, so kann, wenn dieses Individuum zufällig nie seine Leistengegend einer stärkeren Belastung unterworfen hat, bei ihm kein Leistenbruch auftreten, die „Anlage“ wird es aber trotzdem weiter vererben. Oder ein erblich gut veranlagtes Individuum, das unter bestimmten schlechten Verhältnissen aufgewachsen und deshalb zu einem Säufer und Gewohnheitsverbrecher geworden ist, wäre ein ganz brauch-

barer Mensch geworden, wenn es in einer anderen Umgebung aufgewachsen wäre, während ein ausgesprochen minderwertiges verbrecherisch veranlagtes Individuum, das aber unter denkbar günstigen Bedingungen aufgewachsen und erzogen ist, zu einem leidlich brauchbaren Menschen werden kann.

Fig. 155. Eine Familie gescheckter Neger (nach SIMPSON and CASTLE).

Alle diese, Ihnen jetzt am Schlusse dieser „Vorlesungen“ hoffentlich geläufigen Dingen werden in der menschlichen Vererbungslehre sehr oft nicht bedacht.

Was weiß man nun im einzelnen über die Vererbung individueller Unterschiede beim Menschen?

Am leichtesten einer Analyse zugänglich sind immer Fälle, in denen ein sehr auffälliger Unterschied zwischen zwei gekreuzten Indivi-

duen auf nur einem mendelnden Grundunterschied beruht. Erbliche individuelle Unterschiede, die durch mehrere mendelnde Grundunterschiede bedingt werden, sind sehr viel schwieriger einer Erblichkeitsanalyse zu unterziehen. Dementsprechend hat man denn auch bisher beim Menschen besonders die Vererbungsweise einer Anzahl solcher nach dem „Ein-Faktor-Schema" mendelnder Rassenunterschiede untersucht.

Nach diesem einfachen Schema vererbt sich z. B. offenbar die Scheckung der in Fig. 155 abgebildeten Neger. Der Stammbaum einer gescheckten Familie, aus der die in Fig. 155 abgebildeten Individuen stammen, ist in Fig. 156 wiedergegeben. Ein Blick zeigt, daß hier die Scheckung als „dominantes Merkmal" vererbt wird, genau wie die durch den Faktor K bedingte Scheckung der Kaninchen. Ähnliche dominante Scheckungen, die einfach mendeln, kommen auch bei Europäern ziemlich häufig vor.

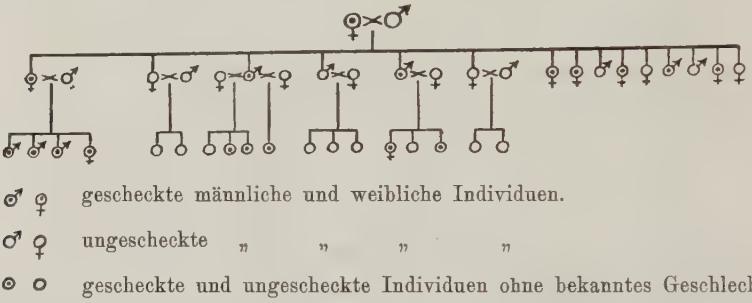


Fig. 156. Stammbaum einer Familie gescheckter Neger (nach SIMPSON and CASTLE).

Als ein „rezessives einfach mendelndes Merkmal" vererbt sich eine gewisse Pigmentlosigkeit, der „Albinismus" des Menschen, von dem wohl jeder von Ihnen schon einige Fälle gesehen hat.

Alle Individuen, welche einen gewissen „Faktor", der **A** heißen möge, enthalten, sind gefärbt (im einzelnen je nach ihrer übrigen Formel), dagegen alle **aa**-Individuen sind pigmentlos und rotäugig. **Aa**-Individuen sind gefärbt, und nur wenn zufällig zwei **Aa**-Individuen sich heiraten, entstehen albinotische Kinder (theoretisch $^1/_4$ der Gesamtzahl). Aus der Ehe zweier albinotischer (**aa**-)Individuen gehen nur albinotische Kinder hervor. Die über die Vererbung dieses Albinismus bekannten Tatsachen entsprechen dem allem völlig.

Ganz interessant, aber für jeden, der sich an die S. 124 genannten „Faktoren" der Haarfarbe der Kaninchen erinnert, verständlich ist dabei die Tatsache, daß ein weißer d. h. albinotischer (**aa**-)„Neger", abgesehen von dem Grundfaktor **A** für Pigmentbildung, alle anderen Faktoren für schwarze Hautfarbe, die **X, Y, Z** usw. heißen mögen, ent-

hält (als „kryptomere" Faktoren). Damit stimmt überein, daß, als unangenehme Überraschung für die Betroffenen, aus der Ehe eines solchen „weißen Negers" (**aaXXYYZZ** . . .) mit einer nicht albinotischen hellhäutigen Europäerin (**AAxxyyzz** . . ,) typische dunkelhäutige Mulatten hervorgehen. Dieser Fall entspricht sehr weitgehend der Kreuzung eines „albinotischen" rotäugigen weißen Kaninchens mit einem blauäugigen weißen.

Als ein weiteres Beispiel der Vererbung einer Eigenschaft nach dem Einfaktor-Schema sei die besonders von DRINKWATER untersuchte Brachydaktylie genannt (Fig. 157). Kurzfingerigkeit dominiert hier über Langfingerigkeit.

a b

Fig. 157. Röntgenbilder der Hand eines normalfingerigen (a) und eines brachydaktylen (b) Menschen (nach DRINKWATER).

Weitere Beispiele dieser Art ließen sich heute schon in großer Zahl anführen. Eine große Zahl erblicher Mißbildungen beruht beim Menschen im wesentlichen auf nur einem mendelnden Grundunterschied. So mendeln nach diesem einfachen Schema offenbar gewisse Typen der Pigmentdegeneration der Retina, der Nachtblindheit (Krankheit rezessiv), ferner verschiedene Formen von Linsenkatarrakt, dem grauen Star (Krankheit dominant), manche Formen von Diabetes, der Zuckerkrankheit (Krankheit dominant), manche Psychosen, z. B. gewisse „Dementia praecox"-Formen, gewisse Formen des „manisch-depressiven-Irreseins" (Krankheit rezessiv) usw.

Eine große Anzahl erblicher Eigenschaften des Menschen, besonders zahlreicher Mißbildungen werden geschlechtsgekoppelt vererbt (vgl. Vorl. X u. XI). Hierher gehört z. B. die vielbesprochene Bluter-Krank-

heit oder Haemophilie, die darauf beruht, daß dem Blute das Gerinnungsvermögen fehlt, und daß deshalb bei solchen „Blutern" schon kleine Wunden zu lebensgefährlichen Blutungen führen können, daß jede größere Wunde unbedingt zum Tode durch Verblutung führt. An der Krankheit leiden nur die Männer, vererbt wird die Krankheit aber nur durch die äußerlich völlig gesunden Frauen auf einen Teil ihrer Söhne.

Sehr wahrscheinlich durch eine Geschlechtskoppelung kompliziert ist ferner die Vererbung mancher Typen von Farbenblindheit, so der häufigsten Form, der Protanopie (Rotblindheit). Schon im Jahre 1876 war von HORNER auf Grund umfassender Stammbaumaufnahmen für diese Farbenblindheit die folgende Vererbungsregel erkannt worden: „Die weiblichen Mitglieder einer erblich belasteten Familie bleiben frei, während die Söhne von dem Leiden befallen werden. Es haben daher die Söhne von Töchtern, deren Väter farbenblind sind, die meisten Aussichten farbenblind zu werden".

Genau nach dem gleichen Schema, nach der gleichen HORNERschen Regel werden auch noch eine ganze Reihe anderer „erblicher" Krankheiten vererbt, so eine eigentümliche angeborene Nachtblindheit (Hemeralopie), von der nach CUTLER in Fig. 158 ein Stammbaum abgebildet ist.

In relativ einfacher Weise werden auch noch zahlreiche andere Mißbildungen vererbt, aber die Vererbung wird unübersichtlich dadurch, daß die Mißbildungen eine große Modifikationsbreite haben. Das gilt z. B., wie vorher schon erwähnt wurde, offenbar für gewisse „erbliche Dispositionen" zum Leistenbruch. Vererbt, und zwar anscheinend als dominant vererbt, wird die „Disposition", ob aber ein Individuum den Bruch bekommt, ob die Disposition manifest wird, hängt von vielen Zufälligkeiten ab, zweifellos wird die Disposition etwas auch noch durch einige andere mendelnde Faktoren beeinflußt. Daß in allen solchen Fällen die Vererbung sehr viel schwieriger verfolgbar ist, als wenn die Modifikationsbreite nicht so groß ist, leuchtet wohl ohne weiteres ein. „Anlage" zu gewissen Typen von Fettleibigkeit, zu gewissen Nierenerkrankungen, zu verschiedenen Herzerkrankungen usw. vererbt sich in dieser Weise. Es handelt sich zwar hier sehr häufig um relativ einfache Spaltungen d. h. es spielen wenige mendelnde Faktoren dabei eine ausschlaggebende Rolle, aber die Modifikationsbreite ist groß und deshalb kann ein Individuum, das die „Anlage" ererbt hat und auch weiter vererbt, als extrem nach der einen Richtung hin modifiziert, die Mißbildung selber nicht zeigen.

Es ist im höchsten Grade bedauerlich, daß im allemeinen unsere Ärzte noch so sehr wenig von den Vererbungsgesetzen wissen, und daß vor allem die junge Generation von Medizinern heute davon auf den

Universitäten noch fast nichts lernt. Vor allem für die Diagnosestellung, besonders von Stoffwechselkrankheiten, vieler Herzleiden, sehr vieler Nervenkrankheiten und Psychosen, aber auch sehr oft für die Therapie wäre eine genauere Kenntnis der Vererbungsgesetz im allgemeinen und der speziellen Vererbungsweise der einzelnen Krankheiten von der größten Wichtigkeit. Was auch in den besten unserer medizinischen Studentenlehrbücher über „Hereditäre Krankheiten" und unter ähnlichen Rubriken gesagt wird, mutet meist gerade kläglich an.

Bei der Untersuchung über die Erblichkeit von Mißbildungen u. dergl. beim Menschen spielen heute wegen der eben genannten ungenügenden Vorbildung der meisten Beobachter, allerhand Mißverständnisse eine große Rolle. Neben der genannten starken „Modifizierbarkeit" auch des Menschen ist eine Hauptquelle von Mißverständnissen die, daß ganz ähnliche Mißbildungen idioplasmatisch in verschiedener Weise

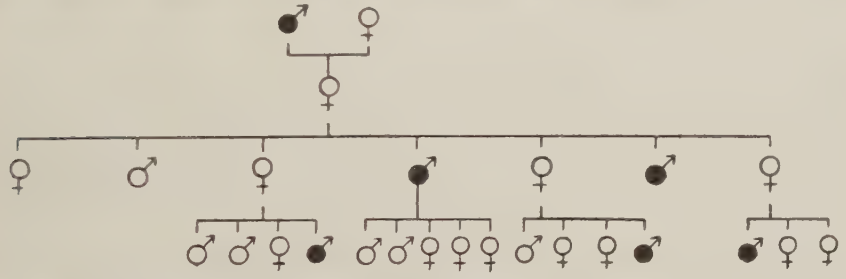


Fig. 158. Stammbaum einer Familie mit angeborener Hemeralopie (Nachtblindheit). Nach CUTLER aus LENZ. Hemeralope Individuen sind schwarz bezeichnet.

bedingt sein können, daß, um es einmal so auszudrücken, eine Eigenschaft in gleicher Weise durch verschiedene Faktoren bedingt sein kann. Man denke daran, daß es weiße Kaninchen gibt, die weiß sind, weil ihnen der Faktor **A** fehlt und andere, die weiß sind, weil der Faktor **X** fehlt. So gibt es offenbar mehrere in ganz verschiedener Weise vererbte Typen von Farbenblindheit, mehrere verschiedene Typen von Pigmentdegeneration der Retina usw.

Einem an der Hand von Versuchen mit Pflanzen und Tieren geschulten Beobachter wird diese Fehlerquelle nicht gefährlich, aber in der menschlichen Vererbungsliteratur spielt sie eine große Rolle.

Sehr viel weniger als über die Vererbung von einzelnen Mißbildungen, von einzelnen „erblichen Krankheiten", die im wesentlichen auf nur einem mendelnden Grundunterschied beruhen und darum einfach mendeln, weiß man über die Vererbung von Rassenunterschieden, die stets von zahlreichen Grundunterschieden gleich stark beeinflußt werden.

Der sehr auffällige Unterschied zwischen einem gescheckten Neger und einem normalen Neger beruht nur auf einem idioplasmatischen Unterschied und ist deshalb leicht zu verfolgen, aber schon bei dem Unterschied in der Haarfarbe und der Augenfarbe zwischen einem blonden blauäugigen und einem dunkelhaarigen braunäugigen Menschen spielt meist eine ganze Reihe von Faktoren mit. So wie die Rassenverschiedenheiten in der Haarfärbung der Kaninchen bedingt werden durch eine lange Reihe mendelnder idioplasmatischer Grundunterschiede, die in nur immer wieder anderen Kombinationen den hunderten von leicht unterscheidbaren Farbenrassen (schwarz, blau, braun, wildfarbig, gelb, gelbwildfarbig, schwarzloh usw.) zugrunde liegen, genau so werden auch die Unterschiede in der Haarfarbe, Augenfarbe, Haarform, Nasenform usw. beim Menschen bedingt durch eine relativ kleine Zahl von Grundunterschieden. Etwas Sicheres weiß man aber über die einzelnen Faktoren noch nicht. Wohl jeder, der auf Grund umfassender Pflanzen- und Tierversuche seinen Blick geschärft hat und mit den Spaltungsgesetzen vertraut ist, sieht, wenn er die Vererbung in seiner eigenen Familie und in anderen bekannten Familien verfolgt, daß z. B. gerade Haar- und Augenfarbe, Nasenform und dergl. meist relativ einfach mendeln, sodaß eine ziemlich weitgehende Analyse der Grundunterschiede hier nicht allzuschwer fallen dürfte. Bisher ist aber, wie gesagt, nur wenig über diese Dinge gearbeitet worden.

Rassenunterschiede, die wie die eben zuletzt genannten, wenig durch Ernährungseinflüsse und dergl. modifiziert werden, sind natürlich sehr viel leichter verfolgbar als die Rassenunterschiede, die wie Körperlänge u. a. eine große Modifikationsbreite haben.

Über Haar- und Augenfarbe weiß man z. B., daß braun über blond, dunkeläugig über helläugig „dominiert“ und daß die verschiedenen Abstufungen von braun und blond, von braun- und blauäugig offenbar durch eine Reihe von selbständig mendelnden Faktoren bedingt werden. Für die Haarform läßt sich auf Grund der Beobachtungen von G. und C. Davenvort und von E. Fischer sicher sagen, daß schlichtes glattes Haar rezessiv ist gegen kurzhaariges, doch liegt keine volle Dominanz vor, die Heterozygoten sind deutlich lockig. Stärkere Grade der Kraushaarigkeit sind dabei wieder dominant über schwächere Grade. Ebenso ist spiralig gedrehtes Haar dominant über schlichtes. Es ist möglich, die Vererbungserscheinungen der Haarform im wesentlichen auf zwei Grundunterschiede zurückzuführen (E. Fischer), die etwa folgendermaßen formuliert werden können:

S ermöglicht spiralige Drehung des Haares,

C ermöglicht wellige Biegung des Haares.

Ein Mensch von der Formel **SSCC** hätte dann engstes Kraushaar, ein Mensch mit der Formel **sscc** hätte schlichtes Haar, und durch die verschiedenen homo- und heterozygotischen Kombinationen wären dann die vielerlei anderen Haarformen gegeben.

Sehr wenig Genaues weiß man auch noch über die Vererbung von Rassenunterschieden bei der Kreuzung sehr stark verschiedener Menschenrassen. Viel untersucht sind vor allem Kreuzungen zwischen Europäern und Negern. Man hat lange geglaubt, daß hierbei — mindestens in der Hautfarbe — konstante, intermediäre Bastarde entstünden. Davon ist nach den neueren genauen Untersuchungen (Literatur bei Eug. Fischer und Davenport) gar keine Rede.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die schwarze Hautfarbe auf einer Reihe von sich summierenden Faktoren beruht, ganz analog den Verhältnissen, die wir bei der roten Kornfarbe des Weizens kennen gelernt haben (vergl. S. 136). Dementsprechend kommen aus der Ehe zweier F_1-Mulatten gar nicht so sehr selten Kinder, die genau so schwarz sind wie „reinblütige" Neger, und andere Kinder, die der Hautfarbe nach glatt als Europäer passieren könnten. Damit steht ferner in Einklang, daß häufig aus der Ehe zweier relativ hell gefärbter F_2- oder F_3- usw. Nachkommen von Mulatten Kinder hervorgehen, die viel dunkler sind, als beide Eltern, daß ist ein Fall, der völlig der Entstehung von Schlaffrispenhafer aus der Kreuzung zweier Steifrispenhafer (vergl. S. 143) entspricht.

Darauf, daß sehr verschiedene Faktoren hier mitspielen, hat E. Fischer sehr ausdrücklich hingewiesen. Er betont, daß unter Umständen sogar bei der Kreuzung Hottentott × Europäer der hellhäutige Europäer eine Art von Verdunkelungsfaktor mitbringen kann: Hottentotten dunkeln unter dem Einfluß der Sonnenbestrahlung nicht nennenswert nach, während wir bei Europäern dieses „Einbrennen" oft sehr stark ausgeprägt finden. Es kann dementsprechend in der späteren Nachkommenschaft einer solchen Kreuzung auch die Kombination Hottentottenfarbe + Nachdunkelung verwirklicht werden, d. h. ein Individuum entstehen, welches viel dunkler ist als ein reiner Hottentotte.

Hautfarbe mendelt, wie aus der ganz ausgezeichneten Untersuchung Eug. Fischers über die Rehobother Bastarde und aus zahlreichen neueren amerikanischen Arbeiten hervorgeht, unabhängig von Haarfarbe, Haarform, Gesichtsform usw.

Überhaupt ist es auch hier, wie in allen Kreuzungen zwischen stark verschiedenen Sippen, möglich, einzelne leicht erkennbare Rassen-

unterschiede herauszugreifen, ihren Erbgang zu verfolgen und so langsam die Bausteine für eine Bastardanalyse zusammenzutragen.

Für anthropologische Studien ist da ein gewaltiges Arbeitsgebiet geöffnet.

Eine genauere Durchforschung der Vererbungsgesetze am Menschen wäre außer für die Medizin und Anthropologie vom größten Interesse auch für die Soziologie und Rassenhygiene. Sehr viele wichtige Fragen, so die der Veränderlichkeit der Rassen, des Emporkommens und Verfallens einzelner Völker werden durch die Vererbungsforschung in ein ganz neues Licht gerückt. Ich kann hier im Rahmen dieser einführenden Vorlesungen nicht viel auf Einzelheiten eingehen, sondern ich will auch hier nur durch ein paar herausgerissene Beispiele zeigen, ein wie ganz neues Licht auf viele alte Probleme fällt.

Wir können, wie schon vorhin betont, mit großer Wahrscheinlichkeit heute damit rechnen, daß, wie bei jeder allogamen Spezies, so auch beim Menschen die „erbliche Variation" im wesentlichen auf der bei jedem Sexualakt stattfindenden Neukombination mendelnder Grundunterschiede beruht. Was wir ein „Volk" heißen, etwa die „Deutschen", ist, wie schon zu Beginn dieser Vorlesung gesagt wurde, ein buntes mendelndes Gemisch, das entstanden ist aus der Kreuzung einer ganzen Reihe von „Rassen", die übrigens auch in sich ursprünglich nicht einheitlich waren, aber immerhin relativ einheitlich gegenüber dem Gemische, das heute das deutsche Sprachgebiet bewohnt. Dem verschiedenen Ausgangsmaterial entsprechend, ist das Gemisch in den einzelnen Teilen Deutschlands verschieden zusammengesetzt. Aus diesem Gemisch mendeln unter vielen anderen Kombinationen auch immer wieder einzelne heraus, die einer der ursprünglich verschmolzenen reinen Rassen entsprechen, strichweise sitzen noch relativ einheitliche Bestände zusammen, an anderen Stellen, vor allem in den größten Städten, ist die Mischung sehr viel stärker.

Ein solches mendelndes Gemisch bleibt bei freier Panmixie, wie wir S. 341 gehört haben, in seiner bunten Zusammensetzung konstant, falls kein Selektionsprozeß eingreift. Sowie aber eine Selektion etwa durch Ausscheidung bestimmter herausmendelnder Typen erfolgt, muß sich, wenn auch nur langsam, die durchschnittliche Zusammensetzung ändern (vergl. S. 348).

Es scheint heute so, als ob auf einer solchen Sektionswirkung zum großen Teil der so häufig in der Geschichte beobachtete Rückgang alter Kulturvölker, z. B. der Griechen und Römer beruhe, und es scheint, daß auch in den heutigen Kulturvölkern ein ähnlicher Prozeß in bedrohlichem Umfange einsetzt.

Diese verhängnisvolle Selektionswirkung beruht darauf, daß mit einer gewissen Kulturhöhe immer eine mehr oder weniger starke willkürliche Regelung, d. h. zunächst Einschränkung der Kinderzahl einsetzt, und daß die einzelnen Teile der Bevölkerung diese Einschränkung der Kinderzahl ungleich stark durchführen.

Das sei an ein paar Beispielen klargemacht. Es ist heute ganz ernsthaft damit zu rechnen, daß in absehbarer Zeit in dem Rassengemisch Mitteleuropas ein Bestandteil, der sich im wesentlichen unvermischt lange gehalten und vermehrt hatte, die Juden[1]), sehr stark zurücktreten wird, weil bei ihm im Gegensatz zu der früher üblichen, vor allem durch religiöse Vorschriften gebotenen großen Kinderzahl heute das Ein-Zwei-Kindersystem so eingebürgert ist, daß ihre Zahl abnimmt. Wenn auch dieser Verlust vorläufig noch durch Zuwanderung von Juden aus dem Osten, wo entsprechend dem tieferen Kulturzustande die Einschränkung der Geburtenzahl noch nicht so weit gediehen ist, ausgeglichen wird, so ist dieser Ausgleich nicht mehr lange möglich, weil auch bei den Juden Osteuropas die extreme Einschränkung der Geburtenzahl sich rasch ausbreitet (vergl. hierzu THEILHABER).

Ein ähnlicher Prozeß vollzieht sich in Nordamerika. Die alte Yankee-Bevölkerung, die vorwiegend englischer, deutscher, holländischer, irischer, skandinavischer Abstammung ist, hat heute bereits eine so geringe Kinderzahl, daß sie nicht mehr zunimmt, sondern langsam abnimmt. Den Ersatz liefert die Einwanderung, die heute vorwiegend aus Ost- und Südeuropa erfolgt, also eine völlige Verschiebung der Rassenzusammensetzung in den Vereinigten Staaten bedingen muß.

Ebenso, wie durch Unterfruchtigkeit eines Volkes und Zuwanderung von außen die „Rasse“ verändert wird, ebenso wird sie aber nach dem, was wir in Vorlesung XVI gehört haben, auch geändert, wenn in einem Mischvolke — und bunte Mischvölker sind alle heutigen Kulturvölker — einzelne Teile der Bevölkerung sich ungleich vermehren.

Für ein Volk bedrohlich werden die durch ungleiche Fruchtbarkeit seiner Teile bedingten Veränderungen in seiner Zusammensetzung immer nur dann, wenn minderwertige Bevölkerungselemente sich stärker vermehren, als die ihren erblichen Rasseeigenschaften nach hochwertigen Bestandteile des Volkes. Das ist aber in allen Kulturländern der Fall.

So ist heute in Deutschland und in allen Kulturländern die Geburteneinschränkung am weitesten gediehen bei den sozial höher stehenden Schichten, jeder soziale Aufstieg einer Familie vergrößert innerhalb gewisser Grenzen die Gefahr ihres Aussterbens. Wir beobachteten ferner ein starkes Zuströmen der Bevölkerung vom Lande nach den

[1]) Als Rasse, nicht als Konfession betrachtet.

Städten und es sind im allgemeinen gewiß nicht gerade die intellektuell und körperlich höher stehenden Elemente, die auf dem Lande bleiben. In den Städten ist die Beschränkung der Kinderzahl heute sehr viel größer als auf dem Lande, die Städte stellen dadurch geradezu Fallen dar, in denen die besten Elemente gefangen und an einer genügenden Fortpflanzung gehindert werden.

Solange man glaubte, daß ein solcher fortdauernder Ausleseprozeß, der gerade die besten „Varianten" ausmerzt, die Variationsmöglichkeit des Ausgangsmateriales nicht ändere, konnte man unbesorgt sein, man sah in den sozial tiefer stehenden Schichten und in der Landbevölkerung eine unversiegbare Quelle, aus der immer wieder genügendes Material von führenden Elementen hervorgeht.

Diese Anschauung ist aber unbedingt falsch. Wenn die Variation im wesentlichen auf Neukombination mendelnder Unterschiede beruht, wird eine dauernde Ausmerzung bestimmter Typen, d. h. bestimmter Kombinationen, sehr rasch zu einer Veränderung in der Zusammensetzung des Ausgangsmateriales führen. Wenn nur einige hundert Jahre lang gerade die besten Elemente aus dem Volk ausgelesen und an der genügenden Fortpflanzung gehindert werden, dann wird das Volk im Durchschnitt rasch schlechter, wird vor allem nicht mehr die zur Erhaltung seiner Kulturstufe nötige Anzahl tüchtiger führender Elemente hervorbringen.

Glücklicherweise geht dieser Ausleseprozeß, wie wir in Vorl. XVI S. 349 gehört haben, sehr langsam vor sich, vor allem sind es — man muß wieder sagen glücklicherweise — durchaus nicht bloß die rassenhygienisch betrachtet besten Elemente, die sozial aufsteigen und deshalb aussterben, das Aussterben so mancher typischer Berlin-WW-Familien wird z. B. rassenhygienisch kaum als ein Verlust zu buchen sein! Anderseits steckt auch in unseren sozial tiefer stehenden Volksschichten noch viel Tüchtigkeit, aber die übertriebene Einschränkung der Kinderzahl ist auch noch innerhalb der heute sozial tiefer stehenden Schichten gerade bei den intelligentesten und auch sonst rassenhygienisch besten Familien viel weiter verbreitet als bei den zweifellos minderwertigen Familien. Im großen und ganzen bringt also doch unsere heutige Entwicklung eine solche unerfreuliche Ausscheidung der Besten mit sich.

Ein Volk, in dem ein solcher Prozeß eine lange Reihe von Generationen sich ungestört vollzieht, wird zwar vielleicht seinen Namen und seine Sprache und seine Volkszahl erhalten, an Zahl sogar vielleicht zunehmen, es wird aber dennoch nicht das gleiche „Volk" bleiben, sondern es wird „verfallen".

Zu einem sehr großen Teil ist der Verfall der alten Kulturvölker, so der Griechen und Römer, auf ähnliche Vorgänge zurückzuführen. Ein Volk, das seine Fortpflanzung im wesentlichen auf das Proletariat (*proletarius* = Nachkommenschaft erzeugend) im Sinne der römischen Kaiserzeit stützt, und dessen führende Elemente[1]) sich nicht genügend vermehren, muß verfallen, und das besonders rasch, wenn zu der Ausmerzung der besten Elemente innerhalb des Volkes eine starke Zuwanderung von durchschnittlich minderwertigen fremden Rassen erfolgt, wie durch die Sklaven im alten Griechenland und in Rom.

Eine Beachtung aller ähnlichen sich auch bei uns abspielenden Prozesse und, wenn möglich, die Schaffung eines Ausgleiches ist heute eine der wichtigsten innerpolitischen Aufgaben.

Gegenüber dieser Aufgabe, zu verhindern, daß der eben geschilderte „negative Ausleseprozeß" weitergeht, müssen alle anderen rassenhygienischen Aufgaben unbedingt zurücktreten.

Man hat, besonders in manchen Staaten Nordamerikas, ja vielfach versucht, die Resultate der Vererbungsforschung rassenhygienisch auch in anderer Weise auszunutzen. So hat man versucht, Individuen, die erblich mißbildet, vor allem mit erblichen Geisteskrankheiten, erblichen verbrecherischen Neigungen und dergl. behaftet sind, von Staats wegen zu kastrieren und so die Fortpflanzung zu verhindern. Ich muß gestehen, ich verspreche mir davon sehr wenig, zunächst, weil die „Modifikationsbreite aller dieser Mißbildungen so groß ist, daß längst nicht in allen Individuen, die die erbliche „Anlage" haben, die betreffende Anlage auch manifest wird. Vor allem aber wird durch die Anwendung derartiger kleiner Mittelchen, die als Gegengewicht gegen unsere weitgehende — vom rassenhygienischen Standpunkt aus vielleicht schon zu weitgehende — Pflege der Krüppel, Geisteskranken und Schwachsinnigen freilich eine gewisse Bedeutung haben, nur zu leicht die Aufmerksamkeit abgelenkt von der großen Gefahr, die der viel ausgiebigere, mit unserer heutigen sozialen Gliederung verbundene „negative" Selektionsprozeß in sich birgt. Es wäre taktisch besser, sich zunächst auf die Bekämpfung der Hauptgefahr zu beschränken.

---

[1]) Die natürlich keineswegs ohne weiteres die wohlhabenderen zu sein brauchen!

Vorlesung XX

Bedeutung der Vererbungslehre für die Pflanzen- und Tierzüchtung

Was wir in unseren wissenschaftlichen Vererbungsversuchen beobachten, das hat eine sehr große praktische Bedeutung für die Pflanzen- und Tierzüchtung. Ein Züchter, der über die neu erkannten Vererbungsgesetze unterrichtet ist, wird sehr viel rationeller und viel erfolgreicher arbeiten können, als ein anderer, welcher diese Kenntnis nicht besitzt.

Schon heute ist die praktische Züchtung eine eigene Wissenschaft geworden, welche zu der Vererbungslehre ungefähr die gleichen Beziehungen hat wie die Technologie zu der Chemie. Wir können daher in diesen Vorlesungen nur ganz kurz einige prinzipielle Fragen der Züchtung besprechen.

Aufgabe der Züchtung — in kürzester Fassung ausgedrückt — ist es, von unseren Kulturpflanzen und Haustieren Rassen zu liefern, die für ihre spezielle Verwendung so gut als möglich geeignet sind, und die ihre für uns vorteilhaften Eigenschaften auch konstant vererben.

Eine gewisse, freilich größtenteils unbewußte Züchtung beginnt wohl immer, wenn überhaupt ein Tier oder eine Pflanze in Kultur genommen wird, aber eine planmäßige Züchtung mit der bewußten Absicht, die Tier- oder die Pflanzenrasse zu verbessern, ist immer nur von Völkern mit höherer Kultur ausgeführt worden. Die Tierzüchtung ist wohl meist auf viel früheren Kulturstufen begonnen worden als die Pflanzenzüchtung. Trotzdem ist heute die Pflanzenzüchtung schon sehr viel mehr auf wissenschaftlichen Grundsätzen aufgebaut als die Tierzüchtung.

Der Grundgedanke einer jeden Züchtung ist es, aus den vielerlei „Variationen“ der zu veredelnden Rasse die geeignetsten auszulesen und möglichst rein und konstant zu züchten. Es wird also immer darauf ankommen, daß man „Variationen“ für die Weiterzucht auswählt, die sich als erblich erweisen. Wir wissen nun aber, daß ein Variieren auf mindestens drei ganz verschiedenen Vorgängen beruht, nämlich auf Modifikationen, Bastardspaltungen und Mutationen. Die Selektion von Modifikation ist erfolglos, also nur mit Selektion von Variationen der beiden letzten Kategorien — Kombinationen und Mutationen — darf man bei einer künstlichen Züchtung arbeiten.

Freilich muß dieser Satz cum grano salis verstanden werden. Zunächst muß bei vegetativer Vermehrung auch innerhalb eines „Klons“ damit gerechnet werden, daß induzierte Modifikationen (vergl. S. 57) mitspielen, so geben „Stecklinge“ von „blühreifen“ nnd Stecklinge von „nicht blühreifen“ Teilen eines Baumes sehr verschiedene

Nachkommenschaft. Manche Selektionserfolge innerhalb eines Klons von Weinreben sind vielleicht so zu deuten.

Sehr zu beachten ist auch, daß zahlreiche Infektionskrankheiten, wahrscheinlich auch manche noch wenig bekannte Stoffwechselkrankheiten bei vegetativer Vermehrung meistens auf die Nachkommen übergehen. Allein aus diesem Grunde schon ist es erforderlich, auch innerhalb eines reinen Klons, von Kartoffeln z. B. immer wieder von neuem eine Auslese der gesündesten Pflanzen zu treffen.

Ferner werden zwar Modifikationen, individuelle Vorteile z. B., welche nur darauf beruhen, daß das betreffende Individuum sich unter besonders günstigen Ernährungsverhältnissen entwickelt hat, nach allem was wir wissen, nicht vererbt, und es wird nicht möglich sein, durch Auslese von solchen Modifikationen irgend eine Rasse zu ändern, aber trotzdem wird man wenn möglich immer nur kräftige, gut ernährte, gesunde Individuen zur Weiterzucht verwenden, schon wegen der zahlreicheren Nachkommenschaft. Auch damit, daß mancherlei Außeneinflüsse, welche die Eltern — bei Tieren besonders die Mutter — beeinflussen, auch, wenigstens eine Generation weit, oft noch sehr stark und deutlich „nachwirken“ (Vorlesung IV), wird man bei der Züchtung immer zu rechnen haben. **Weiter** aber auf der Vererbung von Modifikationen, oder wie man meistens sagt, auf der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ in der Züchtungspraxis zu fußen, ist nach dem heutigen Stand unserer Kenntnis durchaus verkehrt.

Von den drei Kategorien von Variationen, die wir unterscheiden, kommen somit nur die Kombinationen und Mutationen als Lieferanten von Auslesematerial in Frage, ferner haben wir bei allen autogamen Pflanzen ein Auslesematerial gegeben in den zahllosen nebeneinander existierenden „Linien“, aus denen sie alle bestehen.

Je nach der Art, wie ein Organismus sich fortpflanzt, muß der Selektionsprozeß ganz verschieden verlaufen, je nachdem nämlich, ob es sich handelt um:

1. immer oder doch fast ausschließlich autogame Organismen, oder um:
2. Organismen, die für gewöhnlich nur vegetativ vermehrt werden,
3. allogame Organismen, die sich aber künstlich auch durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen, oder um:
4. immer allogame Organismen, bei denen wegen der Geschlechtstrennung oder auch wegen Selbststerilität eine Selbstbefruchtung unmöglich ist.

Am einfachsten ist die planmäßige Züchtung bei Gruppe 1 und 2, zu denen eine große Anzahl wichtiger Kulturpflanzen gehören, am schwierigsten ist die Züchtung bei Gruppe 4, zu der alle unsere Haustiere und auch manche Kulturpflanzen z. B. Hanf und andere gehören.

Betrachten wir zunächst den Verlauf der:

1. Züchtung der Organismen der Gruppe 1

Wenn wir hier irgend eine gewöhnliche Kulturrasse etwa bei Bohnen untersuchen, so finden wir, daß sie aus einer großen Anzahl von reinen Linien[1]) besteht, deren jede in sich, von einzelnen Mutationen abgesehen, konstant ist (Vorlesung III). Wenn wir uns die Aufgabe stellen, aus einer gewöhnlichen, nicht weiter gereinigten Handelsware eine Sorte zu züchten, die etwa besonders ertragreich ist, besonders reichlich fruchtet, so müssen wir so vorgehen, daß wir eine große Anzahl von Samen aussäen, die Pflanzen unter möglichst gleichen Kulturbedingungen groß ziehen und dann uns diejenigen Bohnenpflanzen markieren, welche die größte Zahl von Hülsen getragen haben. Wir wollen etwa aus einigen 1000 Pflanzen 50 besonders reichfruchtende auswählen und deren Samen getrennt ernten, ferner wollen wir dann weiterhin die Samen von jeder einzelnen von diesen Pflanzen auf ganz getrennten Beeten auspflanzen und bekommen auf diese Weise zahlreiche reine Linien. Wir werden nun finden, daß von diesen reinen Linien einzelne eine durchschnittlich größere Zahl Hülsen tragen, andere eine kleinere, und diejenige von diesen reinen Linien, welche die größte durchschnittliche Hülsenzahl hat, werden wir weiterhin ausschließlich als Saatgut vermehren.

Warum sind wir gerade so vorgegangen? Wir taten das, weil wir wußten, daß die ursprüngliche ungereinigte Handelsware aus einem Gemische von sehr zahlreichen Linien bestand. Wir mußten ferner erwarten, daß diese Linien auch verschieden ertragreich sind. Es kam also nur darauf an, aus diesem großen Gemische diejenige reine Linie herauszuholen, welche die ertragreichste ist. Wenn wir einfach aus einer großer Anzahl von Bohnenpflanzen nur die am reichsten fruchtende Pflanze auswählen, so könnte es möglich sein, daß wir damit auch gleich die ertragreichste Linie isolieren, aber es ist dieser Erfolg keineswegs sicher. Wenn die verschiedenen reinen Linien hinsichtlich ihres Ertragreichtums transgredierend modi-

[1]) Völlig autogam ist keine einzige von unsern Kulturpflanzen, auch bei Bohnen, Gerste, Hafer kommen je nach der Sorte je nach der Örtlichkeit ungleich häufig auch spontane Kreuzungen vor, man stößt also immer auch auf Individuen, die heterozygotisch sind.

fizierbar sind — und das ist in praxi immer der Fall — so könnte ja auch zufällig die ertragreichste Bohnenpflanze einer solchen nicht einheitlichen Population nur ein extrem reichfrüchtiges **Individuum** einer im Durchschnitt keineswegs besonders reich fruchtenden **Linie** sein. Um erkennen zu können, welche von den ausgelesenen 50 besonders reich fruchtenden Pflanzen der gesuchten „besten reinen Linie" angehört, müssen wir deshalb ihre **Nachkommenschaften** vergleichen. Diejenigen von ihnen, welche die durchschnittlich am reichsten fruchtende Nachkommenschaft hat, ist ein Individuum der gesuchten ertragreichsten von allen den vielen Linien, welche in der Ausgangspopulation enthalten waren.

Eine solche Art der Auslese, die im Grunde genommen einfach die Isolierung einer bestimmten schon in der Ausgangspopulation enthaltenen Linie bezweckt, bezeichnet man als **Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft.**

Hat man bei diesen autogamen Pflanzen erst einmal eine reine Linie isoliert, dann wird eine weitere Auslese innerhalb dieser Linie keinen Zweck haben, es sei denn, daß Mutationen auftreten. In praxi wird es sich aber doch auch bei Selbstbefruchtern, bei Bohnen, Weizen usw. empfehlen, bei der Erzeugung des Saatgutes im großens wenigstens von Zeit zu Zeit immer wieder Individalauslesen anzuwenden. Das ist notwendig, weil schlechtere Mutationen aufgetreten sein können, und vor allem, weil eben auch bei allen diesen Pflanzen doch gelegentlich spontane Kreuzungen mit anderen Rassen vorkommen, die das Saatgut verunreinigen. Ein von Zeit zu Zeit wiederholtes Ausleseverfahren bei Selbstbefruchtern hat den Vorteil, daß wir, um mit den Worten eines unserer besten praktischen Züchter (BESELER) zu sprechen: „den Rückgang der Rasse in ihren wertvollen Eigenschaften verhindern können, indem wir aus der Ernte des Zuchtbeetes und auch des Vermehrungsfeldes alles Minderwertige ausscheiden, unliebsame Variationen[1]), oder Produkte natürlicher Kreuzung, welche uns die ganze Rasse verderben können".

Je bunter ein Ausgangsmaterial zusammengesetzt ist, je „unreiner" es ist, desto größer ist die Aussicht, in ihm eine Linie von gerade der gesuchten Beschaffenheit zu finden. Aus einem gewöhnlichen, rohen Bauernlandweizen lassen sich hunderte von reinen Linien mit sehr verschiedenen Eigenschaften isolieren, aus einem schon ziemlich weitgehend rein gezüchteten Saatmaterial nur viel weniger, aus einer reinen Hochzuchtsorte nur eine einzige. Diese Erkenntnis ist von einer großen

[1]) Das Wort Variation wird hier von BESELER für die Erscheinung gebraucht, die wir in diesen Vorlesungen als Mutation bezeichnen.

praktischen Wichtigkeit. Wir haben in unsern alten „Landsorten" von Weizen, Gerste, Hafer usw. ein großes wertvolles Auslesematerial, einen Vorrat von sehr vielerlei verschiedenen Linien, die später einmal besonders für Kreuzungszüchtungen sehr wertvoll werden können. Alle diese alten Landsorten, d. h. diese bunten „Liniengemische" verschwinden heute in bedrohlicher Weise, an ihrer Stelle werden ertragreichere reine Hochzuchtsorten, d. h. einzelne hochwertige reingezüchtete Linien oder Gemische ganz weniger Linien angebaut.

Es ist eine dringende Aufgabe, die alten Landsorten, die das beste Ausgangsmaterial für weitere Züchtungen abgeben, vor dem drohenden Aussterben zu bewahren.

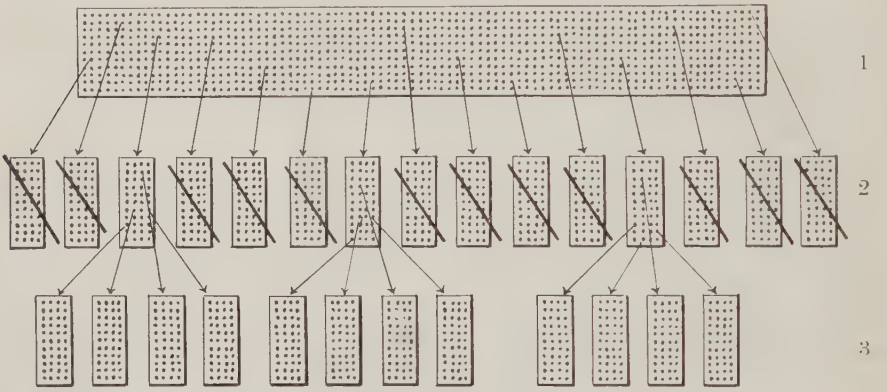


Fig. 159. Schematische Darstellung einer Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft.

In Form eines Schemas ist das richtige Selektionsverfahren bei Selbstbefruchtern, d. h. eine Individualauslese mit Beurteilung der Individuen nach der Nachkommenschaft in Fig. 159 dargestellt. Wir haben zunächst oben (1) das bunte Liniengemisch. Daraus suchen wir eine Anzahl dem Zuchtziel am nächsten kommender Pflanzen aus und ziehen von jeder die nächste Generation auf einem gesonderten Beet (2). Die Beete, die im Durchschnitt dem Zuchtziel am nächsten kommen, werden allein erhalten, alle anderen (die in der Figur gestrichenen) werden ausgeschieden. Aus jedem der 3—4 besten Beete wird eine Anzahl Stammpflanzen genommen, und wenn — was meist der Fall sein wird — jeweils die Stammpflanzen aus dem gleichen Beete auch eine untereinander gleichartige Nachkommenschaft (3) ergeben, ist damit gesagt, daß das ganze Beet schon eine reine Linie darstellt, die nun ohne weiteres im großen angebaut und auf ihre Leistungsfähigkeit geprüft werden kann.

Um ein möglichst reichhaltiges Auslesematerial zu gewinnen, empfiehlt es sich nun sehr häufig, mit solchen für gewöhnlich autogamen Pflanzen künstlich Kreuzungen vorzunehmen. Besonders seit wir wissen, daß mindestens die große Mehrzahl aller Rassenunterschiede nach den Spaltungsgesetzen vererbt wird, werden wir mit großer Aussicht auf Erfolg durch Kreuzung mit nachfolgender Aufspaltung versuchen können, eine gewisse Kombination von Rassenunterschieden, die in dem vorhandenen Linienbestand noch nicht verkörpert ist, künstlich zu machen. Das hat E. v. TSCHERMAK schon frühzeitig betont.

Nur um noch einmal daran zu erinnern, eine wie große Zahl von neuen Kombinationen, d. h. neuen erblich konstant züchtbaren Sorten, schon bei Kreuzung zweier Rassen herausmendeln, die nur wenige Grundunterschiede aufweisen, sei auf den in Fig. 160 dargestellten Kreuzungsversuch mit Gerste hingewiesen. Vor allem empfiehlt eine Kreuzung sich dann, wenn wir finden, daß gewisse Sorten eine schätzenswerte Eigenschaft haben, andere Sorten eine andere, wenn es aber gerade erwünscht wäre, eine Sorte mit diesen beiden Eigenschaften zu bekommen. Wie die F_1-Generation einer solchen Kreuzung beschaffen ist, das ist völlig gleichgültig, es kommt nur darauf an, daß recht viele F_1-Pflanzen mit sich selbst bestäubt werden und daß man eine möglichst individuenreiche F_2-Generation bekommt. Mit einer solchen F_2-Generation als Ausgangsmaterial muß dann eine „Individualauslese mit Beurteilung nach der Nachkommenschaft" durchgeführt werden, wie wir sie vorhin besprochen haben. Aber jetzt muß eine solche Individualauslese unter Umständen sehr oft hintereinander, mehrere Generationen lang, durchgeführt werden. Beruht eine gewünschte Kombination von Eigenschaften nur auf rezessiven Faktoren, dann hat, wie Ihnen eine einfache Überlegung sagen wird, **jedes** Individuum, das diese Eigenschaften aufweist, eine konstante Deszendenz, ist **homo**zygotisch. Beruhen aber die gesuchten Eigenschaften ganz oder teilweise auf dominanten Faktoren, dann wird man erwarten müssen, daß nach einer solchen Kreuzung in F_2 die meisten Individuen mit der gesuchten Kombination noch Heterozygoten sind. Um da Individuen zu erhalten, welche Homozygoten sind, muß man auf gut Glück eine große Zahl von Individuen mit der gesuchten Kombination auswählen, mit sich selbst befruchten und ihre Nachkommenschaften jede getrennt für sich groß ziehen. Tut man dies, so wird man finden, daß ein Teil der ausgewählten Pflanzen wieder heterozygotisch ist, wieder spaltet, aber wenn man mit einigermaßen großen Zahlen arbeitet, wird man bald auch homozygotische Pflanzen finden.

Wenn die gewünschten Eigenschaften von dem Vorhandensein einer größeren Zahl von Faktoren abhängen, dann kann eine Reinzucht

sehr viel Mühe machen. Wenn, um einen noch ziemlich einfachen Fall zu wählen, den wir früher eingehend besprochen haben, die rote Kornfarbe des Weizens von drei unabhängig sich äußernden Faktoren **R**, **S** und **T** abhängig, und es darauf ankommt, eine konstante möglichst

Fig. 160. Kreuzung zweier Gerstenrassen *(Hordeum vulgare)*, die vier mendelnde Unterschiede aufweisen (schematisch!).

Oben in der Mitte der Bastard, seitlich die beiden P_1-Rassen.

Die eine P_1-Rasse (links) ist: aufrecht („erectum"-Gerste); *Kapuzen tragend, vierzeilig, weißspelzig.

Die andere P_1-Rasse (rechts) ist: *hängend („nutans"-Gerste); begrannt, *zweizeilig, *schwarzspelzig.

Die dominante Eigenschaftsausbildung ist mit * bezeichnet.

In der F_2-Generation erfolgt eine entsprechende Spaltung. Dargestellt sind die 16 möglichen homozygotischen Typen.

dunkelrote Sorte zu erzielen, also eine, welche alle drei Faktoren homozygotisch enthält, so kann es eine sehr große Mühe kosten, diese konstante dunkelrote Sorte aus einer F_2-Generation herauszufinden. Vor allem muß man in solchen Fällen die Nachkommenschaften der einzelnen ausgewählten Pflanzen in ziemlich großen Individuenzahlen mindestens 100 ziehen, um ein sicheres Urteil über die Konstanz zu gewinnen.

Meistens hängen nun aber praktisch wichtige Eigenschaften unserer Kulturpflanzen ab von sehr zahlreichen Grundunterschieden zweier gekreuzter Rassen. Wenn es z. B. darauf ankommt, die hohe Ergiebigkeit einer gewissen Weizenlinie zu vereinigen mit der hohen Winterfestigkeit einer anderen, wird es viele Jahre lange Arbeit kosten, bis es gelingt, Individuen mit der gewünschten Kombination zu finden.

Über ganz mustergültig durchgeführte „Kombinationszüchtungen" dieser Art hat NILSSON-EHLE ausführliche Mitteilungen veröffentlicht.

Wenn es darauf ankommt, aus einer Kreuzung zweier Rassen, die eine sehr große Zahl von verschiedenen Neukombinationen in F_2 ergeben, eine gewünschte Kombination homozygotisch zu erhalten, ist es häufig zweckmäßig, nicht schon in der F_2-Generation mit einer Individualauslese zu beginnen, sondern erst später.

Wir haben früher, S. 340, gehört, daß, wenn man bei autogamen Pflanzen eine Bastardpopulation sich einige Generationen durch Selbstbefruchtung vermehren läßt, daß dann die Zahl der Heterozygoten sehr rasch relativ kleiner wird. Es empfiehlt sich daher, in solchen Fällen von Kreuzung zweier Rassen einer autogamen Spezies wie Weizen, Hafer usw. zunächst die ganze bunte F_2-Generation feldmäßig anzubauen und diesen Anbau 4—5 Jahre fortzusetzen und dann erst aus der so erhaltenen Population, die jetzt großenteils schon aus homozygotischen Typen besteht, die geeignete Kombination durch eine mehrmalige Individualauslese nach dem Schema von Fig. 159 zu isolieren.

Jedenfalls darf man aber nicht glauben, daß eine Kombinationszüchtung eine einfache Sache wäre! Nur systematisches Arbeiten nach streng wissenschaftlichen Prinzipien, und vor allem nur in sehr großem Maßstabe durchgeführte Versuche führen hier zum Ziel.

Sehr viel geringer, als wohl heute von den meisten praktischen Züchtern geglaubt wird, sind die Schwierigkeiten, die aus der sogenannten „Korrelation" zweier Eigenschaften entstehen.

Man spricht in der züchterischen Literatur von Korrelation schon dann, wenn die statistische Untersuchung einer großen Zahl von Sorten ergibt, daß gerade zwei Merkmale immer beisammen sind. Das

ist ein Mißbrauch des Wortes, wir dürfen von Korrelation im züchterischen Sinne nur reden, wenn wir sehen, daß zwei oder mehrere Eigenschaften bei Rassenkreuzungen immer zusammen vererbt werden. „Korrelation" wäre auch dann immer noch ein gemeinsamer Ausdruck sowohl dafür, daß zwei oder mehrere Außenmerkmale von einem Grundunterschied beeinflußt werden, sowie dafür, daß infolge von Faktorenkoppelung gewisse Grundunterschiede nicht unabhängig voneinander mendeln.

Eine Korrelation aus der erstgenannten Ursache besteht z. B. zwischen weißer Blütenfarbe und geringer „Wüchsigkeit" bei *Antirrhinum* oder zwischen der Dackelbeinigkeit der Hunde in der hinteren und der vorderen Körperhälfte (man bekommt aus der Kreuzung eines Dackels mit einem langbeinigen Hund in F_2 keine Tiere, die etwa vorne Dackelbeine und hinten lange Beine haben!)

Von allen den vielen Korrelationen der züchterischen Literatur sind aber die wenigsten Korrelationen in diesem Sinne, d. h. die meisten angeblichen Korrelationen können durch Kreuzungen „gebrochen" werden. Aber auch Korrelationen, die darauf beruhen, daß ein Grundunterschied sich in zwei verschiedenen Außeneigenschaften äußert, können sehr häufig gebrochen werden und zwar deshalb, weil eine Außeneigenschaft immer von vielen Grundunterschieden beeinflußt wird und nicht alle Grundunterschiede, welche z. B. die Blütenfarbe beeinflussen, brauchen gleichzeitig dieselben anderen Eigenschaften beeinflussen. Es würde aber zu weit führen, hier auf diese doch schon allzusehr rein technischen Fragen einzugehen.

2. Züchtungsverfahren bei Organismen, die für gewöhnlich nur vegetativ fortgepflanzt werden

Bei diesen Pflanzen, deren landwirtschaftlich für Deutschland wichtigste die Kartoffel ist, stellt jede Landsorte ein Gemisch von zahlreichen Klonen (Vorlesung I, S. 22) dar. Die erste zu lösende züchterische Aufgabe ist bei der Verbesserung einer Landsorte daher immer die, den besten vorhandenen Klon herauszuholen und weiterhin allein an Stelle des Gemisches anzubauen. Diese Isolierung des besten Klons wird, wie im einzelnen wohl nicht begründet zu werden braucht, am sichersten auch nach dem in Fig. 159 dargestellten Schema vorgenommen, d. h. sie verläuft im Prinzip genau so wie eine Linienisolierung aus einem Liniengemisch bei Organismen der Gruppe 1. Nur muß hier, wie schon vorhin betont worden ist, immer damit gerechnet werden, daß allerhand krankhafte Erscheinungen, die eine Staude zeigt, auf ihre vegetative Nachkommenschaft übergehen. Es muß also eine Einzelauslese von völlig gesunden Stauden dauernd, am besten alljährlich, erfolgen.

Hat man erst einmal sich einen erblich einheitlichen Klon — d. h. vegetative Nachkommenschaft eines Ausgangsindividuums isoliert, so bewirkt diese weitere Staudenauslese innerhalb des Klons freilich im allgemeinen keine Verbesserung, sondern hält nur den Klon, die Sorte auf der Höhe. Eine weitere Verbesserung würde nur erfolgen, wenn man gerade zufällig eine Mutation fände, die besser als die Stammrasse wäre. Das kommt gelegentlich vor, ist aber doch recht selten.

Um ein reichhaltiges Ausgangsmaterial für einen solchen Selektionsprozeß zu bekommen, wird es sich also empfehlen, auch Sämlingszuchten zu machen. Man muß dabei im Auge behalten, daß so gut wie jede Kartoffelpflanze bunt heterozygotisch ist. Bei Selbstbefruchtung einer Pflanze und ebenso bei Kreuzung zweier Pflanzen, die zu verschiedenen Klonen gehören, bekommt man eine verwickelte Spaltung unter Umständen in hunderte von verschiedenen Typen. Aus einem Beet von Sämlingspflanzen kann man dann durch einmalige Selektion mit Beurteilung nach der vegetativen Nachkommenschaft den besten Klon isolieren, es ist ja für die Praxis, weil die Kartoffeln nur durch Knollen vermehrt werden, ganz einerlei, ob die Ausgangspflanze eines Klons homo- oder heterozygotisch ist.

Genau entsprechend liegen die Verhältnisse bei den meisten Obstsorten, vor allem auch bei den Weinreben. Was wir eine „Sorte" heißen, ist, genau besehen, eine einzige, vegetativ durch Pfropfreiser und dergl. vermehrte Pflanze, d. h. ein Klon. Alle Obst-„Sorten" sind Heterozygoten, spalten bei Fortpflanzung durch Samen entsprechend auf, d. h. sie „arten aus", wie die Gärtner sagen. Großenteils sind die herausmendelnden Typen minderwertig, aber davon, daß etwa alle schlechter seien als die Mutterpflanze, ist gar keine Rede. Daran, daß gerade auf dem Gebiete der Obst- und Rebenzüchtung durch ein rationelles Arbeiten noch sehr große Fortschritte erzielbar sind, dürfte niemand zweifeln, der über die Fortpflanzungsverhältnisse der Obstsorten und gleichzeitig über die Gesetze der Vererbung einigermaßen unterrichtet ist. Die praktischen Obstzüchter sind heute noch ganz merkwürdig rückständig in dieser Hinsicht. Vor allem in der Gattung *Prunus* (Pflaumen, Zwetschen, Mirabellen usw.) ist auf dem Wege der Kreuzung und nachfolgenden Aufspaltung noch sehr viel zu erreichen.

3. Züchtungsverfahren bei normalerweise allogamen Organismen, die sich aber künstlich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen lassen

Wir wissen, daß bei allogamen Organismen die große Mehrzahl aller Individuen mehr oder weniger kompliziert heterozygotisch ist. Im Grunde genommen geht hier deshalb ein jeder Ausleseprozeß unter

denselben Bedingungen vor sich, wie eine Auslese bei autogamen Pflanzen **nach einer künstlichen Kreuzung,** die wir eben des nähern besprochen haben. Es kommt darauf an, aus einem Ausgangsbestande ein Individuum herauszufinden, welches in den gewünschten Eigenschaften homozygotisch, d. h. erblich konstant ist.

Man muß, um das zu erreichen, aus einer möglichst großen Zahl von Individuen sich eine Anzahl, etwa 50, herausgreifen, die am besten den gestellten Anforderungen genügen, und muß jede von diesen 50 Pflanzen mit sich selbst bestäuben und von jeder die Nachkommenschaft getrennt großziehen. Hat man Glück, so stellt sich vielleicht schon zufällig eine von diesen Pflanzen als homozygotisch in den gewünschten Eigenschaften heraus, meist wird es aber nicht der Fall sein, und es muß jetzt in der Nachkommenschaft einzelner von diesen 50 Pflanzen eine neue Individualauslese stattfinden. Man wählt aus den 50 Beeten, welche die Nachkommenschaften der ersten ausgewählten 50 Pflanzen enthalten, ein Beet aus, welches besonders zahlreiche Pflanzen mit den gesuchten Eigenschaften und relativ wenig andere enthält, und entnimmt diesem Beet wiederum 50 Individuen mit den gewünschten Eigenschaften, läßt jede von diesen Pflanzen mit sich selbst befruchten und zieht ihre Nachkommenschaft auf getrennten Beeten groß. Auch von diesen 50 Pflanzen wird die Mehrzahl wohl noch sich als heterozygotisch erweisen, aber wenn man nicht ganz besonders Pech hat, dann werden doch auch einige davon eine konstante Deszendenz ergeben, und damit wird erreicht sein, was sich durch Auslese erreichen läßt.

Auch hier kommt es vor allem darauf an, daß man **Individual-Auslese** treibt und die Individuen nach der Beschaffenheit ihrer **Nachkommenschaft** bewertet.

Vielleicht ist es zweckmäßig, den Verlauf einer solchen Züchtung bei allogamen aber fakultativ autogamen Pflanzen an einem einfachen Beispiele im einzelnen zu besprechen.

Wir hätten z. B. bei Löwenmäulchen eine ganz unreine Rasse, in der Pflanzen mit schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Blüten vorkommen. Säen wir Samen, die von einem solchen Beete geerntet sind, aus, so bekommen wir immer wieder ein buntes Gemisch von diesen Blütenfarben. Wir wollen aber eine Rasse haben, welche ganz einheitlich schwarzrote Blüten hat. Wir gehen zu diesem Zwecke so vor, daß wir eine ganze Anzahl, etwa 50 schwarzrote Pflanzen aus einem solchen Beete jede für sich in einen Gazebeutel stecken, damit wir nur Samen aus Selbstbestäubung bekommen, und wir säen die Samen von diesen 50 Pflanzen auf getrennten Beeten aus. Wir werden dann finden, daß fast alle diese Beete neben schwarzroten Pflanzen auch anders gefärbte enthalten. Manche Beete werden enthalten schwarz-

rote und weiße Pflanzen im ungefähren Verhältnis 3 schwarzrot : 1 weiß, andere werden enthalten schwarzrote, rote und fleischfarbige Pflanzen im Verhältnis 9 : 3 : 4, wieder andere werden gar alle ursprünglichen Farbenkategorien enthalten, schwarzrote, rote, fleischfarbige und weiße im Verhältnis 27 : 9 : 12 : 16; aber neben diesen Beeten mit verschiedenerlei Pflanzen werden wir doch wohl auch einige Beete finden, welche nur schwarzrote Pflanzen enthalten, und wir brauchen jetzt nur von diesen schwarzroten Pflanzen aus einem einheitlichen Beete Samen durch Selbstbefruchtung zu gewinnen, um damit ein Saatmaterial zu bekommen, das weiterhin ganz ausschließlich und rein schwarzrote Pflanzen gibt, wir haben damit dann die gesuchte reine schwarzrote Rasse gezüchtet.

Man kann also hier immer, wenn man nur eine große Zahl — in diesem Falle etwa 50 — Individuen mit dem gewünschten Merkmale herausgreift und ihre Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung untersucht, erreichen, daß mit einer einzigen Auslese, in einer einzigen Generation eine konstante Rasse gewonnen wird. Die Zahl der für ein solches einmaliges Ausleseverfahren zu isolierenden Individuen mit den gewünschten Eigenschaften hängt ab davon, wie kompliziert die Ausgangspopulation zusammengesetzt ist. In unserem Beispiel könnte man theoretisch erwarten, daß unter 27 schwarzroten Individuen mindestens eines völlig homozygotisch schwarzrot sein muß, weil die Ausgangspopulation offenbar in 3 Erbeinheiten der Farbe heterozygotisch war. Wenn wir 50 schwarzrote Pflanzen herausgreifen, so können wir mit genügender Sicherheit erwarten, daß eine oder einige homozygotische darunter sind. Ist die Ausgangspopulation komplizierter zusammengesetzt, so muß man mit entsprechend größeren Zahlen arbeiten. Es ist noch gut durchführbar, mehrere Hundert Individuen zu isolieren und ihre Nachkommenschaft getrennt zu ziehen.

Sehr oft aber ist es vorteilhafter, die Auslese auf mehrere Generationen zu verteilen. Warum und wann dies vorteilhafter ist, kann auch an diesem einfachen schematischen Beispiele leicht gezeigt werden. Wenn etwa zunächst nur 15 schwarzrote Individuen ausgewählt worden sind, vielleicht weil nicht mehr vorhanden waren, oder aus irgend welchen anderen Gründen, so werden wir wahrscheinlich keine konstant schwarzrote darunter finden, aber wir werden sehen, daß einzelne von diesen 15 spalten in alle ursprünglichen Farbenkategorien, einzelne nur in drei, einzelne vielleicht nur in zwei. Wir werden jetzt nur aus der Nachkommenschaft dieser am wenigsten kompliziert spaltenden Pflanzen wieder eine Anzahl schwarzroter Zuchtpflanzen auswählen, denn hier können wir erwarten, daß schon unter **drei** schwarzroten **eine** homozygotisch schwarzrot sein muß. Wenn wir daher nur etwa

10 Pflanzen hieraus entnehmen, können wir mit genügender Sicherheit darauf rechnen, daß wenigstens eine homozygotische Pflanze dabei ist.

Ist die Ausgangspopulation ganz besonders bunt zusammengesetzt, dann wird man mit einer einmaligen Selektion nur ausnahmsweise schon zum Ziele kommen, man muß dann unter Umständen durch mehrere Generationen eine solche Selektion ausführen, indem man immer nur Pflanzen mit dem gesuchten Eigenschaftskomplex, die möglichst wenig kompliziert aufspalten, zu Stammpflanzen für die weitere Individualauslese macht. Wenn man aber in dieser Weise zielbewußt vorgeht, wird man auch aus den unreinsten Ausgangspopulationen im Verlauf weniger Generationen jede beliebige Kombination von Merkmalen homozygotisch, d. h. konstant herausholen können.

Ganz wesentlich einfacher ist auch hier bei den gewöhnlich allogamen aber fakultativ autogamen Organismen die Züchtung, wenn es sich darum handelt, eine konstante Rasse mit Eigenschaften zu ziehen, die nur auf rezessiven Faktoren beruhen. In dem vorhin besprochenen Beispiel wird **jede** weiße Pflanze der Ausgangspopulation bei Selbstbefruchtung eine konstante weiße Deszendenz ergeben.

Wenn man nach diesem Schema arbeitet, wird man sehr häufig stark unter einer Inzuchtsdegeneration (siehe Vorlesung XVII S. 356) zu leiden haben, man erhält zwar die gewünschte homozygotische Rasse, aber als eine sehr schlechtwüchsige, oft auch mangelhaft fruchtbare Sippe. Damit ist dem Züchter natürlich nicht gedient. Um dieser Inzuchtswirkung zu begegnen, gibt es aber ein sehr einfaches Mittel, man braucht nur mehrere verschiedene homozygotische Sippen mit den gewünschten Eigenschaften sich herauszuzüchten und kreuzt dann zum Schluß diese Sippen untereinander.

Merkwürdigerweise wird vor allem in der Blumen- und Gemüsezucht vielfach noch sehr wenig rationell gearbeitet. Wenn heute ein Blumenzüchter vor die vorhin besprochene Aufgabe gestellt wird, aus einem Gemisch von schwarzroten, roten, fleischfarbigen und weißen Löwenmäulchen eine konstante schwarzrote Sorte zu züchten, was durch eine einmalige Selektion in einem Jahre leicht ausführbar ist, so geht er meist so vor, daß er aus einem Beete mit diesem Gemische alle nicht schwarzroten Pflanzen, bevor sie völlig aufgeblüht sind, ausreißt und so nur von den schwarzroten Pflanzen Samen erntet. Diese Samen werden aber nicht von jeder Pflanze gesondert geerntet und gesondert gesäet, sondern durcheinander. Man erhält auf diese Weise, weil viele schwarzrote Pflanzen Heterozygoten sind, im nächsten Jahre wieder eine Population, die aus allen vier ursprünglichen Farbenkategorien besteht, wenn auch die schwarzroten in der Majorität sind. Auch jetzt werden wieder alle nicht schwarzroten Pflanzen vor der Blütezeit ausgerissen

und so setzt man diese Vernichtung aller andersfarbigen Individuen mehrere Jahre hindurch fort. Man bekommt dadurch schließlich nach 3—4 Jahren bestenfalls eine Population, die zum größten Teil aus schwarzroten Pflanzen besteht, aber eine konstante nur aus homozygotisch schwarzroten Individuen bestehende reine Rasse bekommt man auf diese Weise nicht, oder nur vielleicht einmal durch einen günstigen Zufall. Diese Selektion muß deshalb vom Saatzüchter dauernd fortgesetzt werden, damit er ein einigermaßen reines Saatgut verkaufen kann.

Daß diese Züchtungsmethode unnötig viel Zeit und Arbeit kostet und deswegen ganz unwirtschaftlich ist, brauche ich wohl nicht noch weiter darzulegen.

4. Züchtung bei obligat allogamen Organismen

Sehr viel umständlicher ist eine Auslese-Züchtung bei allen Organismen, bei denen man nicht von einem einzigen Individuum aus Selbstbefruchtung Nachkommen bekommen kann, sondern nur durch Paarung zweier Individuen. So liegen die Verhältnisse bei allen Haustieren und auch bei manchen Kulturpflanzen.

Auch bei diesen Organismen sind fast alle Individuen einer jeden Rasse, die nicht schon sehr weitgehend rein gezüchtet ist, kompliziert heterozygotisch. Auch hier kommt es ganz ausschließlich darauf an, eine Rasse zu gewinnen, welche homozygotisch alle die gewünschten Eigenschaften aufweist, aber hier ist das ungemein schwierig.

Um uns verständlich zu machen, wie viel schwieriger ein rationelles Ausleseverfahren bei Tieren ist, als bei spontan allogamen, aber fakultativ autogamen Pflanzen, wollen wir wieder einen schematischen Versuch besprechen.

Nehmen wir an, wir hätten eine Population — eine unreine Zucht — von schwarzen, braunen, gelben und weißen Kaninchen, und es sei die Aufgabe, eine absolut konstante schwarze Rasse zu züchten. Das Vorkommen der verschiedenen Farbenkategorien sagt uns, daß auch hier drei Erbeinheiten heterozygotisch vorhanden sind (vergl. S. 90). Wir können demnach, wie in dem vorhin besprochenen *Antirrhinum*-Beispiel (S. 402) auch hier erwarten, daß unter je 27 schwarzen Tieren wenigstens ein homozygotisch schwarzes sein wird. Weiterhin ergibt sich aber eine Schwierigkeit dadurch, daß man Nachkommenschaft nur durch Paarung von je zwei Tieren bekommen kann, und wenn auf 27 schwarze Tiere nur ein homozygotisch schwarzes kommt, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß von einem herausgegriffenen schwarzen Pärchen **beide** Tiere homozygotisch schwarz sind, sehr gering. Unter 729 ($= 27^2$) herausgegriffenen

Pärchen wird nur ein einziges aus zwei homozygotischen Tieren bestehen. Während man bei einer genau ebenso komplizierten Ausgangspopulation von fakultativ autogamen Organismen unter 27 isolierten Zuchtindividuen ein homozygotisches erwarten kann, müßte man bei obligat allogamen Organismen 729 Pärchen isolieren, um die gleiche Wahrscheinlichkeit für eine Isolierung einer reinen Rasse durch eine einmalige Selektion zu haben.

Da bei Züchtungsaufgaben die Ausgangspopulationen meist noch sehr viel komplizierter zusammengesetzt sind, ergibt es sich ohne weiteres, daß man bei obligater Fremdbefruchtung fast nie durch eine einmalige Selektion etwas erreichen wird, auch nicht wenn man mit einer sehr großen Individuenzahl arbeitet.

Der Erfolg einer einmaligen Selektion wird aber auch noch durch andere Ursachen illusorisch gemacht. Wenn nämlich, um wieder in unserm Kaninchen-Beispiel zu bleiben, auch eines der ausgesuchten Pärchen eine einheitlich schwarze Deszendenz ergibt, so ist damit noch nicht gesagt, daß beide Elterntiere homozygotisch schwarz sind, denn **nur** schwarze Kinder werden wir auch bei allen den Pärchen erwarten müssen, von welchen wenigstens das **eine** Tier homozygotisch schwarz ist.

Wenn man in einem solchen Falle meint, man hätte eine völlig schwarze Familie und wenn man deswegen durch Inzucht diese Familie weiter vermehrt, so wird man in der nächsten Generation unter Umständen doch wieder schwarze, braune, gelbe und weiße Tiere herausmendeln sehen. Mit einer Selektion von Pärchen wird man demnach sehr wenig Freude erleben.

Nun gibt es aber einen ganz sicheren Weg, um zu prüfen, ob ein bestimmtes Tier homo- oder heterozygotisch schwarz ist, man braucht nämlich nur das zu untersuchende schwarze Tier mit einem braunen, mit einem gelben und mit einem weißen zu paaren. Um festzustellen, ob ein schwarzes Männchen homozygotisch schwarz ist, läßt man es je ein braunes, gelbes und weißes Weibchen begatten; gibt es mit allen dreien nur schwarze Kinder, so ist es homozygotisch schwarz. Kennt man die „Formel" einiger Tiere schon, dann genügt eine Kreuzung mit einem solchen „Reagenz"-Tier, um die Formel des zu prüfenden Tieres zu finden. Die gleiche Probe kann man auch mit einem Weibchen machen. Man kann auf diesem Wege, indem man eine große Zahl Männchen und eine große Zahl Weibchen prüft, homozygotische Männchen und homozygotische Weibchen finden, und braucht jetzt nur diese beiden zu paaren, um eine sofort konstante Rasse zu bekommen.

Ein solches Verfahren kostet aber eine sehr große Anzahl Tiere und sehr viel Zeit. Man kann in dieser Weise, die zweifellos die

rationellste ist, nur arbeiten, wenn man sehr viele Tiere gleichzeitig zur Verfügung hat.

Worauf es aber auch hier unter allen Umständen ankommt, das ist, daß man seine Zuchttiere nicht auf Grund ihres **Aussehens,** sondern nur auf Grund ihrer **Nachkommenschaft** auswählt.

Wenn die Ausgangspopulation sehr unrein, sehr kompliziert zusammengesetzt war, dann wird es auch hier meist nicht gelingen, sofort ganz homozygotische Zuchttiere zu finden. Auch hier muß dann so vorgegangen werden, daß man die am wenigsten heterozygotischen unter den untersuchten Tieren als Zuchttiere verwendet, und so durch konsequentes Arbeiten während mehrerer Generationen schließlich zu rein homozygotischen Tieren zu gelangen sucht.

Sehr leicht ist es auch hier wieder, eine Rasse mit bestimmten Eigenschaften rein zu züchten, wenn die Eigenschaften nur auf dem Fehlen von Faktoren beruhen. **Jedes** weiße Kaninchen aus der Ausgangspopulation des eben besprochenen Versuches hat eine konstante weiße Nachkommenschaft.

Eine Kreuzungszüchtung ist bei den Tieren in allen Fällen angezeigt, wo erwünschte Eigenschaften auf zwei Rassen verteilt sind, wo es darauf ankommt, diese Eigenschaften in einer Rasse zu vereinigen. Da so gut wie alle, bisher bei den Haustieren untersuchten Rassenunterschiede „mendeln", ist eine Kombinationszüchtung auch hier möglich. Wie vorgegangen werden muß, ist für jeden mit den Spaltungsgesetzen vertrauten Züchter selbstverständlich, ich brauche hier wohl nicht im einzelnen darauf einzugehen. Bedauerlicherweise arbeiten aber die wenigsten Tierzüchter nach den Prinzipien, die sich aus der Vererbungswissenschaft ergeben, oder sie tun es nur ganz unbewußt. Daß man Bastarde aufmendeln lassen muß, um eine gewünschte Kombination von Eigenschaften zu schaffen, daß es höchst einerlei ist, wie die F_1-Tiere selbst aussehen, daß man F_2 im großen Maßstabe durch Paarung der F_2-Tiere ziehen muß und tausend ähnliche Dinge, die eigentlich selbstverständlich sind, daß alles wird kaum von einem praktischen Tierzüchter bewußt, von manchen Tierzüchtern — und gerade den erfolgreichsten! — freilich quasi gefühlsmäßig berücksichtigt.

Auch bei der Züchtung von Tieren, die wie die Kaninchen z. B. durch ihre starke Vermehrungsfähigkeit ohne weiteres eine ganz regelrechte Kombinationszüchtung ermöglichen würden, und wo auch auf diesem Wege eine ganze Anzahl lohnender Aufgaben zu lösen wären, wird meist noch in ganz unglaublich rückständiger Weise gearbeitet[1]).

[1]) Z. B. eine von der Deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde noch kürzlich verbreitete Flugschrift über Kaninchenzüchtung könnte vor 20 Jahren gut gewesen sein, heute ist sie einfach schädlich.

Daß die Tierzüchter so wenig von Vererbungswissenschaft wissen wollen, ist allerdings teilweise entschuldbar. Gerade die Rassenunterschiede, auf die es dem Praktiker ankommt, beruhen auf sehr vielen Faktoren, die Spaltung ist eine ungemein komplizierte.

Eigenschaften, wie etwa die Milchergiebigkeit der Kühe oder die Wollbeschaffenheit der Schafe, hängen ganz bestimmt ab von einer sehr großen Zahl von Erbfaktoren. Die Unterschiede zwischen der Wolle eines lang- und grobwolligen Leicester-Schafes und eines hochgezüchteten Merino-Schafes sind z. B. sicher durch sehr viele Faktoren bedingt, das folgt schon daraus, daß zwischen diesen beiden extremen Typen eine lange Reihe von Zwischenstufen vorkommen, die alle als erblich gefestigte Rassen züchtbar sind. Bei Kreuzungen zwischen den beiden extremen Rassen muß also die Vererbung ungefähr nach dem Schema vor sich gehen, das wir früher (S. 146) für die Kreuzung zwischen kurz- und langohrigen Kaninchen kennen gelernt haben: F_2 wird im großen und ganzen wieder so wie F_1 aussehen. Rein praktisch gesehen sind derartige Rassenbastarde sehr weitgehend „konstant". Zeigt sich also bei einer derartigen Kreuzung, daß schon der Typ der F_1-Tiere eine Verbesserung bedeutet, so kann man in diesem Falle einfach durch Ausscheidung der in F_2, F_3 usw. vorkommenden stärker abweichenden Tiere sich eine Zucht herstellen, die, praktisch genommen, in allen weiteren Generationen der F_1-Generation gleich ist.

Je mehr Faktoren einem Unterschiede zwischen zwei Rassen zugrunde liegen, desto weniger wird man in F_2 von einer Spaltung erkennen können. Wenn also die Tierzüchter so ganz allgemein die Ansicht verfechten, daß durch Rassenkreuzung mehr oder weniger intermediäre, bei Inzucht konstante Bastarde entstehen, wenn sie heute noch immer von Halbblut, Dreiviertelblut usw. reden, so ist das zwar in gewissem Sinne erklärlich und vom Standpunkte des Praktikers aus auch teilweise berechtigt, aber trotz alledem falsch.

Eine wirklich rationelle Züchtung ist bei der großen Mehrzahl unserer Haustiere und Kulturpflanzen deswegen sehr schwierig, weil wir nur äußerst wenig über die den Rassenunterschieden zugrunde liegenden „Grundunterschiede" unterrichtet sind. Wenn man eine Pflanze so genau kennt, wie ich *Antirrhinum majus* und einige nächstverwandte Arten kenne, dann ist es nicht allzu schwer, für irgend eine beliebige Züchtungsaufgabe, etwa Herstellung einer bestimmten Wuchsform mit Blüten von ganz bestimmter Form, Farbe und Größe usw. anzugeben, ob sie überhaupt lösbar ist und — wenn ja — in welcher Zeit und auf welchem Wege sie am einfachsten gelöst werden kann. Von unseren

Kulturpflanzen ist noch keine so weitgehend analysiert, aber es ist wohl nur eine Frage der Zeit, daß Erbsen, Weizen, Gerste und andere Pflanzen noch sehr viel besser bekannt sein werden, es wird jetzt an der Analyse dieser Arten von zahlreichen Forschern sehr eifrig gearbeitet. Eine genaue und gründliche hybridologische Analyse wird immer die Basis bleiben für eine erfolgreiche Weiterzüchtung. Noch weniger kennt man in dieser Hinsicht unsere Haustiere.

Daß unsere Kulturpflanzen und Haustiere ganz systematisch durchgearbeitet, genau analysiert werden, das ist die wichtigste Aufgabe der „angewandten" Vererbungslehre, eine Aufgabe freilich, die nur gelöst werden kann in zweckentsprechenden staatlichen Instituten. Die eigentliche Züchtung selbst wird wohl immer die Aufgabe der Berufszüchter bleiben. Gerade so wie unsere chemischen Institute die wissenschaftlichen Grundlagen liefern, auf denen die chemischen Fabriken weiter arbeiten, gerade so muß sich auch das Verhältnis zwischen den Instituten für Vererbungslehre und den praktischen Züchtern gestalten.

Literatur

I. Allgemeines

In den letzten Jahren hat die Zahl der wissenschaftlichen Arbeiten über alle Fragen, die in diesen Vorlesungen besprochen werden, ein ganz unübersehbaren Umfang angenommen. Aus diesem Grunde ist es für den Anfänger sehr schwer, sich zurechtzufinden. Dazu kommt noch, daß auch über so viele grundsätzliche Fragen noch ein wilder Streit der Meinungen tobt. Schon um über diese grundsätzlichen Meinungsverschiedenheiten einen Überblick zu bekommen, muß jeder Anfänger, der tiefer in diese Dinge eindringen will, oder der selber wissenschaftlich arbeiten möchte, zunächst auch andere Lehrbücher vornehmen. abgesehen davon, daß jedes Lehrbuch der Vererbungslehre die eine oder die andere Frage besonders gründlich und sachkundig behandelt, vertritt auch jedes immer wieder eine etwas andere Gesamtauffassung. Die wichtigsten anderweitigen deutschen Lehrbücher sind:

Goldschmidt. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1919/20.

Haecker. Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig (Vieweg) 1921.

Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena (Fischer) 1913.

Lang. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena (Fischer) 1914.

Plate. Vererbungslehre. Leipzig (Engelmann) 1913.

— Selektionsprozeß und Probleme der Artbildung. 4. Aufl. Leipzig (Engelmann) 1913.

Ziegler. Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie. Jena (Fischer) 1918.

Einzelarbeiten sind vor allem in den nachstehenden Fachzeitschriften veröffentlicht:

Deutsch:

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Berlin u. Leipzig. Borntraeger.

(Bringt laufend Literaturlisten über alle Neuerscheinungen auf dem Gebiete der Vererbungslehre.)

Bibliotheka Genetica. Berlin u. Leipzig (Borntraeger).

Englisch:

The Journal of Genetics. Cambridge (University Press).

Amerikanisch:

Genetics. A Periodical Record of Investigations Bearing on Heredity and Variation. Princeton U. S. A. (Princeton University Press).

The Journal of Heredity. Published by the American Genetic Association. Washington D. C.

Holländisch:

Genetica. Nederlandsch Tijdschrift voor Erfelijkheids-en Afstammingsleer. s'Gravenhage (M. Nijhoff).

Schwedisch:

Hereditas. Genetiskt Arkiv utgivet av Mendelska Sällskapet i Lund.

Außer in diesen besonderen Fachzeitschriften sind in unser Gebiet einschlagende Abhandlungen in größerer Zahl in den folgenden Zeitschriften zu finden:

Deutsch:

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen.
Archiv für mikroskopische Anatomie. Abt. II.
Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie.
Archiv für Zellforschung.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft.
Biologisches Centralblatt.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik.
Zeitschrift für Botanik.
Zeitschrift für Pflanzenzüchtung.
Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere.

Englisch:

Annals of Botany.
The Quarterly Journal of Microscopical Science.

Amerikanisch:

The American Naturalist.
The Botanical Gazette.
The Journal of Experimental Zoology.
Science.

Französisch:

Archives de Zoologie expérimentale et générale.
Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.

II. Besondere Literaturhinweise

Vorlesung I—IV

a) Den Anstoß zu dem großen Aufschwung der Vererbungswissenschaft gaben die Arbeiten:

Mendel, Gregor. Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verhandl. d. Naturf.-Vereins in Brünn, **10**, 1865. (Abgedruckt in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 121.)

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit), 1901—03.

Correns, C. G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellschaft, **18**, 1900, S. 158.

Tschermak, E. v. Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Österreich, **3**, 1900.

Vries, H. de. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **18**, 1900, S. 83.

Das Zitat von Punnett stammt aus:

Punnett, R. C. Mendelism 2d. Edit. Cambridge 1907.

b) Sonstige im Text z. T. bereits genannten Abhandlungen:

Babák, Edward. Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. A. f. Entwmech., **21**, 1906, S. 611.

Baur, E. Über die infectiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. Kgl. Preuß. Akad. Wissensch. Berlin 1906, S. 11.

Blaringhem, L. Les transformations brusques des êtres vivants. Paris (Flammarion) 1911.

— Mutation et traumatismes. Etude sur l'évolution des formes végétales. Paris 1908, 8°, S. 248.

Blum, A. Alcohol und Nachkommenschaft (Sammelreferat). Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **28**, 1921, S. 75.

Bonnier, C. Recherches expérimentales sur l'adaption des plantes au climat alpin. Ann. d. science nat. Botanique, Ser. 7, T. 20, 1895.

— Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue gén. de Botan., 7, 1896.

Detto, C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem usw. Jena 1904.

Dorfmeister, G. Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, 1863/64.

— Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda, 1864.

— Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Ebenda, 1879.

Duncker, G. Die Methode der Variations-Statistik. Arch. Entw. Mech. d. Organ. **8**, 1899.

East, E. M. The Transmission of Variations in the Potato in asexual reproduction. Connect. Agric. Expt. Station Report, 1909—1910, S. 120.

Ehrlich, P. Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Ztschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, **12**, 1892, S. 183.

Ehrlich, P. und **Gonder, S.** Chemotherapie. In Kolle-Wassermanns Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, 2. Aufl., **3**. Bd., Jena (Fischer) 1913.

Engelmann, Th. W. Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillarien. Nach Versuchen von N. Gaidukov. Verhandl. physiol. Gesellsch., Berlin 1902/03.

Ewing, H. E. Eighty-seven generations in a parthenogenetic pure line of Apis avenae. Biol. Bull., **31**, 1916.

Federley, H. Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für Palmèn, Helsingfors 1905.

Fischer, E. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, **6**, 1901, S. 49—51, 363—381.

— Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, **4**, 1907, S. 761—792.

Fruwirth, C. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zschr. f. Pflanzenzüchtung, **3**, 1916, S. 173, 39,5 413.

Galton, Francis. Natural Inheritance. London, Macmillan 1889.

Gates, R. R. An Onagraceous Stem without Internodes. New Phytolog, 11, 1912, S. 50.

Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1919.

Guyer, M. F. Serological reactions as a probable cause of Variations. The Americ. Naturalist **56**, 1922, S. 80.

Guyer, M. F. and **Smith, E. A.** Studies on cytolysins. Journ. Expt. Zoology. **30**, 1920. S. 171.

Hagedoorn, A. L. and **A. C.** Studies on variation and selection. Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 145.

Jennings, H. S. Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. Journ. expt. Zoology, **5**, 1908, S. 577—632.

— Heredity and Variation in the simplest Organisms. American Naturalist, **43**, 1909, S. 322—337.

— Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation of size and form in Paramaecium, with siudies of growth, environmental action and selection. Proc. American Philos. Soc., **47**, 1908, S. 393—546.

— Experimental evidence on the effectiveness of selection. American Naturalist, **44**, 1910, S. 136—145.

Johannsen, W. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903 (Fischer).

Jollos, V. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl., **33**, 1913, S. 222.

— Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre **12**, 1914, S. 14.

— Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien. Zschr. Abst.- u. Vererbgsl. **24**, 1921, S. 77.

— Experimentelle Protistenstudien. Arch. Protistenkunde, **43**, 1921, S. 1.

Jordan, A. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass. franç. Avanc. des Sciences, Lyon 1873.

Kammerer, Paul. Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. u. 2. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. A. f. Entwm., **25**, 1907.

— Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. A. f. Entwm. **28**, 1909, S. 447—545,

— Vererbung erzwungener Farbveränderungen. 4. Mitt.: Das Farbkleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entwicklungsmech., **36**, 1913, S. 1.

— Vererbung erzwungener Formänderung. I. Mitt.: Die Brunstschwiele der Alytes-Männchen aus „Wassereiern". (Zugleich: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, 5. Mitteilung.) Arch. Entwicklungsmech. d. Org. **45**, 1919, S. 323.

Klatt, B. Kleindrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Zeitschr. Abst.- und Vererbungslehre, **22**, 1919.

Klebahn, H. Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin 1904.

Klebs, G. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

— Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., **24**, 1904, S. 257.

— Über Blütenvariationen. Jahrb. f. wiss. Bot., **42**, 1905.

— Studien über Variation. Archiv f. Entwicklungsmechanik, **24**, 1904, S. 29.

— Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitz.-Ber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., 1909.

Lehmann, E. Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 145.

Ludwig, F. Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrica 1901.

Mathuse, O. Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Beihefte z. Botan. Centralbl., 1. Abt., **20**, 1906, S. 174.

Mayenburg, O. H. v. Lösungskonzentration und Turgorregulation bei Schimmelpilzen. Jahrbücher f. wiss. Botanik, **36**, 1909.

Nägeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

Nordhausen, M. Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **21**, 1903, S. 30.

Pearl, R. The Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl. Am. Natural., **46**, 1912, S. 697.

— Inheritance of fecundity in the domestic fowl. Americ. Natural., **45**, 1911, S. 321.

— The Mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. Journ. Expt. Zoology **13**, 1912, S. 153.

— The experimental Modification of Germ.-Cells. I., II., III. Journ. Expt. Zoolog. **27**, 1917.

Pearl, Raymond and **Surface Frank, M.** Is there a cumulative Effect of Selection? Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 257—275.

Pulst, C. Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. Pringsh. Jahrb. wissensch. Botan., **37**, 1902, S. 205.

Przibram, H. Versuche an Hitzeratten. Verhandlungen d. Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Versammlung Salzburg 1909.

Reichenbach, H. Die Vererbung erworbener Eigenschaften bei einzelligen Lebewesen. Arch. f. soziale Hygiene, **8**, 1913, S. 323.

Riddle, O. Studies with Sudan-III in Metabolism and Inheritance. Journ. Expt. Zool., **8**, 1910.

Schepelmann, E. Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, insbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung I und II. Arch. Entwicklungsmech. der Organe, **21**, 1906. **23**, 1907.

Schindler, B. Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zschr. f. Botanik, **5**, 1913, S. 497.

Schübeler, F. C. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873.

Semon, R. Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften". Leipzig (Engelmann) 1912.

Shull, G. H. „Genotypes", „Biotypes", „Pure Lines" and „Clones". Science, N. S **35**, 1912.

Sitowsky, L. Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. Acad. Scienc. Cracovie 1905.

Standfuß, M. Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen. Insektenbörse, **11**, 1894.

— Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomologische Zeitschrift 1895.

— Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler. 2. Aufl. S. 392. Jena (Fischer) 1896.

— Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamte Naturwissenschaft, **36**, 1898, S. 1—40.

— Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. Insektenbörse, **19**, 1902, S. 163.

— Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verhandl. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch., Luzern, **88**, 1906.

Stockard, Ch. R. The effect on the Offspring of Intoxicating the Male Parent and the Transmission of the Defects to subsequent Generations. American Naturalist, **47**, 1913, S. 641—682.

— Injuries to Germ Cells. The Journal of Heredity, **5**, 1914, S. 58.

Stockard, Ch. R. A further Analysis of the Hereditary Transmission of Degeneracy and Deformities by the Descendants of alcoholiced Mammals. The Americ. Natural., **50**, 1916.

Stockard, C. R. and **M. Craig, D.** An experimental study of the influece of alcohol on the germ cells and the developing embryos of Mammals. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen, **35**, 1913.

Stockard, C. R. and **Papanicolaou, G.** Further studies on the modification of the germcells in mammals. Journ. Expt. Zoolog. **26**, 1918.

Sumner, Francis, B. Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of exp. Zool., **7**, 1909, S. 97—155.

— The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. Amer. Nat., **44**, 1910, S. 5—18.

— An experimental study of somatic modifications and their reapparance in the offspring. Arch. f. Entwicklungsmech., **30**, II, 1910, S. 317.

Tammes, T. Ein Beitrag zur Kenntnis von Trifolium pratense quinquefolium de Vries. Bot. Ztg., **62**, 1904, S. 211.

Tower, W. L. An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution of Washington, Publ. No. 48, 1906, 320 S.

Vogler, P. Versuche über Selektion und Vererbung bei vegetativer Vermehrung von *Allium sativum*. Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 192.

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. 2 Bände. Leipzig 1901—03. Veit u. Co.

Weismann, August. Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zoologische Jahrbücher, Abteil. für Syst., 8, 1895.

Wille, A. Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralbl. **25**, 1905, S. 561.

Wolf, Franz. Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei Bacillus prodigiosus und anderen Schizophyten. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 90—132.

Woltereck, R. Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1908, S. 234—239.

Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1909, S. 110—172.

— Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Intern. Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie, **4**, 1911.

— Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften": Transmutation und Praeinduktion bei Daphnia. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1911, S. 142.

Yule, N. An Introduction to the Theory of Statistics. 3. Impr. 1916.

Vorlesung V—VIII

a) Die grundlegenden Arbeiten, mit denen der ganz ungeheure Aufschwung der Bastardierungslehre beginnt, sind:

Mendel, G. Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. Naturf. Vereins in Brünn, **10**, 1865 (und Oswalds Klassiker der exakt. Wissensch. Nr. 121).

Correns, C. G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **17**, 1900, S. 158.

Tschermak, E. v. Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zschr. f. d. landw. Versuchsw. in Österr., **3**, 1900.

Vries, H. de. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., **17**, 1900, S. 83.

Seither sind über diese Fragen tausende von Abhandlungen erschienen. Dem Anfänger, der selbst weiter arbeiten will, empfehle ich, die vorstehend genannten Abhandlungen, und dann vielleicht noch die ersten Arbeiten Batesons und seiner Mitarbeiter (Bateson, W., Saunders, E. R., Punnett, R. C., Durham, F. M., Doncaster, L., Marryat, D. C. E. u. a. Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, London, Harrison a. Sons, 1902—1909) zu lesen und dann sofort die besondere Literatur über die Frage und über den Gegenstand der von ihm geplanten Versuche sich zusammenzusuchen. Das geschieht am besten mit Hilfe der Listen der „Neuen Literatur", die laufend in der Zeitschrift für Abstamm.- u. Vererbungslehre erscheinen. Im allgemeinen läßt ja schon der Titel meist erkennen, worüber die Arbeit handelt. In den größeren neueren Arbeiten ist meist die ältere Literatur ziemlich vollständig zitiert.

Eine sehr dankenswerte Zusammenstellung der Literatur vor 1914 nach dem Objekt gibt für die Tiere das große Langsche Handbuch:

Lang, A. Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena (Fischer) 1914 (bisher nur 1. Hälfte erschienen). Eine ähnliche Zusammenstellung für Pflanzen gibt es nicht.

b) Sonstige im Text z. T. bereits zitierte Bücher und Abhandlungen:

Adametz. Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets. Bibliotheca Genetica, **1**, 1918.

Bateson, W., Saunders, E. R., Punnet, R. C., Durham, F. M., Doncaster, L., Marryat, D. C. E. u. a. Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, London, Harrison a. Sons, 1902—1909.

Castle, W. E. Heredity, in relation to evolution and animal breeding. New York and London (Appleton) 1911.

Castle, W. E. and **Little, C. C.** On a modified mendelian ratio among yellow mice. Science, N. S., **32**, 1910, S. 768.

Castle, W. E. in collab. with. **Walter, Mullenix** and **Cobb.** Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie-Institution-Publications, Washington, No. 114, 1909.

Correns, C. Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **20**, 1902, S. 594.

— Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ebenda, **20**, 1902, S. 159.

East, E. M. A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. The Americ. Natural., **44**, 1910, S. 65—82.

Emerson, E. A. and **East, E. M.** The inheritance of quantitative characters in Maize. Bull. No. 2 Agric. Expt. Station of Nebraska, Lincoln Nebraska 1913.

Fischer, Eugen. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena 1913 (Fischer).

Hurst, C. C. Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Linn. Soc. Journ. Zool., **29**, 1905, S. 283.

— Mendelian Characters in Plants and Animals. Rep. Conf. on Genetics, R. Hortic. Soc., London 1906, S. 114.

Jacobson, Edw. Beobachtungen über den Polymorphismus von Papilio Memnon. Tijdschr. voor Entomolog., **52**, 1909, S. 125—157.

Lang, A. Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Gesellsch., Luzern 1906.

— Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **4**, 1910, S. 1.

Ludwig, F. Die pflanzlichen Variationskurven. Botan. Zentralbl., **73**, 1898.

Morgan, Th. M. Heredity and Sex. New York (Columbia University Press), 1914.

Nilsson-Ehle, H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund 1909.

— Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II., Lund, Universitets Årskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 7, Nr. 6, 1911.

Pap, E. Über Vererbung von Farbe und Zeichnung bei dem Kaninchen. Zeitschr. Abst. u. Vererbungslehre, **26**, 1921, S. 185.

Punnett, R. C. Mendelism. 2. Edit. Cambridge 1907.

— The inheritance of coat colour in rabbits. Journal of Genetics, **2**, 1912.

— Further Experiments on the Inheritance of Coat-Colour in Rabbits. Journ. of Genetics, **5**, 1915, S. 37.

Saunders, E. R. *(Matthiola)*, siehe unter Bateson (Rep. Evol. Comm.).

Shull, G. H. Duplicate Genes for capsule-form in *Bursa bursa*-pastoris. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 97.

— A new Mendelian ratio and several types of latency. American Naturalist, **42**, 1908, S. 433.

Tammes, T. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. Trav. Botan. Néerland., **11**, 1914, S. 54.

Vorlesung IX

a) Zur Einführung in die Fragen der Faktorenkoppelung empfehle ich zunächst die ersten Arbeiten über Koppelungen zu lesen, etwa Bateson and Punnett: On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 293 und Bateson and Punnett: Reduplication of terms in series of gametes. Rapp. 4ième Conf. Internat. Génétique, Paris 1911 (Paris 1913), S. 99, und dann sich an ein Studium der Koppelungserscheinungen bei *Drosophila* zu machen. Einen guten Wegweiser hierzu gibt Morgans Buch: Die stoffliche Grundlage der Vererbung, von dem jetzt eine von H. Nachtsheim bearbeitete deutsche Ausgabe vorliegt. Th. H. Morgan: Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim. Berlin (Borntraeger) 1921, ferner auch Goldschmidt: Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Berlin (Springer) 1920.

Zur Einführung in die Cytologie sei vor allem auf die S. 410 zitierten Lehrbücher von Goldschmidt und Haecker verwiesen, in denen diese cytologischen Fragen besonders eingehend behandelt werden.

b) Im Text zitierte Bücher und Abhandlungen:

Bateson, W. and Punnett, R. C. On gametic series involving reduplication of certain terms. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 293.

— Reduplication of terms in series of gametes. Rapp. 4ième Conf. Int. Génétique, Paris 1911, Paris 1913, S. 99.

Baur, E. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum II. Faktorenkoppelung. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **6**, 1912, S. 201.

Boveri, Th. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie, München, **5**, 1889.

— Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. A. f. Entwm., **2**, 1896, S. 393—443.

— Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. A. f. Entwm., **16**, 1903, S. 340.

— Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. (Zellen-Studien, Heft 6), Jena (Fischer) 1907.

— Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-Ber. Phys. Med. Gesellsch., Würzburg 1908/09.

— Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. Phys. Med. Gesellsch., Würzburg, N. F., **43**, 1914.

Godlewski, E. jun. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft **9** der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. Leipzig (Engelmann) 1909.

— Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas verschiedener Tierklassen. Archiv f. Entwicklungsmechanik, **33**, 1911.

Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 5. Aufl., Jena (Fischer) 1920.

Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

Saunders, E. R. Further experiments on the inheritance of doubleness and other characters in stocks. Journ. of Genetics, **1**, 1911, S. 303.

— A suggested explanation of the abnormally high record of doubleness quoted by growers of stocks. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 137.

Strasburger, E. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena (Fischer) 1905.

Weismann, A. Das Keimplasma. Jena (Fischer) 1892.

Vorlesung X und XI

a) Für weitere Einzelheiten sei vor allem auf die nachstehenden Lehrbücher verwiesen:

Correns-Goldschmidt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin (Gebr. Borntraeger) 1913.

Goldschmidt, R. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin (Borntraeger) 1920.

b) Sonstige im Text z. T. bereits zitierte Bücher und Abhandlungen:

Bateson, W. and **Gregory, R. P.** On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc, B., **76**, 1905, S. 581.

Bateson, W. and **Punnett, R. C.** The Heredity of Sex. Science, N. S., **27**, 1918, S. 785—787.

Baur, E. Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung von *Melandrium album*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 335.

Baur, E. Über Selbststerilität und über Kreuzungsversuche einer selbstfertilen und einer selbststerilen Art in der Gattung *Antirrhinum*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **21**, 1919, S. 48.

Bitter, G. Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 1909, S. 120.

Blakeslee, A. F. The biological significance and control of sex. Science, N. S., **25**, 1907, S. 366.

Bluhm, A. Über einen Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei Säugetieren. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss., **34**, 1921.

Correns, C. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **22**, 1904, S. 506.

— Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **23**, 1905, S. 452.

— Die Vererbung der Geschlechtsformen bei gynodiöcischen Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **24**, 1906, S. 459.

— Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot., **44**, 1907, S. 115.

— Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Berlin u. Leipzig (Borntraeger) 1907.

— Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., **45**, 1908, S. 661.

— Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **26a**, 1908, S. 686.

— Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. d. mediz. naturw. Gesellsch. i. Münster i. W. zur 84. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte, 1912.

— Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsberichte Akad. Wiss., Berlin, Math. Phys. Klasse, 1917, S. 685.

— Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischt-geschlechtiger Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik, **12**, 1920, S. 49.

— Versuche bei Pflanzen, das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. Hereditas, **2**, 1921.

— Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Berlin 1921. S. 330.

Doncaster, L. On the Inheritance of Tortoiseshell and Related Colours in Cats. Proc. Camb. Phil. Soc., **13**, 1904, S. 35.

— Sex inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its variety lacticolor. Rep. Evol. Comm. IV, 1908.

— Sammelreferat: Recent american and english paper on sex limited inheritance in Vertebrates. Zschr. Abst. u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 353.

— Sex limited inheritance in cats. Science, N. S., **3**, 1912, S. 144.

— On sex limited inheritance in cats and its bearing on the sex-limited transmission of certain human abnormalities. Journ. of Genetics, **3**, 1913, S. 11.

Durham, T. M. and **Marryat, D. C. E.** Inheritance of sex in Canaries. Rep. Evol. Comm. IV, 1908.

East, E. M. Studies on Self-Sterility I—V. Genetics **2—4**, 1917—1919.

Goldschmidt, R. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **7**, 1911, S. 1. III. Ebenda, **25**, S. 89.

— Untersuchungen über die Intersexualität. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **23**, 1920, S. 1.

Goldschmidt, R. und **Poppelbaum.** Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **11**, 1914, S. 280.

Lehmann, E. Über die Selbststerilität von *Veronica syriaca*. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **21**, 1919, S. 1.

de Meijere, J. C. H. Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **3**, 1910, S. 161—181.

Pearl und **Surface.** On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwicklungmech., **30**, 1910, S. 45.

Raunkiaer. Om talforholdene mellem könnene hos tvebo planter og om talforholdet mellem hunlige op tvekönnede individer i afkommet af hunplanter og tvekönnede planter hos gynodioecister. Botanisk Tidskrift, **26**, 1905, S. LXXXVI.

Shull, G. H. The inheritance of sex in Lychnis. The Botanic Gazette, **49**, 1910, S. 111—125.

— Reversible Sex-Mutants in Lychnis dioica. The Botanic Gazette, **52**, 1911, S. 329.

— Hermaphrodite Females in Lychnis dioica. Science, N. S., **36**, 1912, S. 482.

— Sex-limited inheritance in Lychnis dioica L. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 265.

Straßburger, E. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., **48**, 1910, S. 427.

Wettstein, F. v. Künstliche haploide Parthenogenese bei Vaucheria und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **38**, 1920, S. 260.

Wood, T. B. Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Science, A, **3**, 1906, S. 364.

Vorlesung XII

a) Zur ersten Einführung in die Spezialliteratur empfehle ich vor allem die unten genannte Abhandlung von *Ö.* Winge.

b) Im Text zitierte Abhandlungen:

Baur, E. Untersuchungen über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **25**, 1907, S. 442, und Zschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, I, 1908, S. 124.

— Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort" von *Pelargonium zonale*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, **1**, 1908, S. 330—351.

— Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium Antirrhinum* und *Aquilegia*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **4**, 1910, S. 81.

Correns, C. Vererbungsversuche mit blaß-(gelb)grünen und buntblätterigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 291—329.

— Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 331.

— Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblätterigen und gestreift blühenden *Mirabilis*-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **28**, 1910, S. 418.

— Vererbungsversuche mit buntblätterigen Sippen I u. II. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wissensch. Berlin, Heft 34 u. 44, 1919.

Drude, O. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbita Pepo*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **35**, 1914, S. (26).

Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 88.

Winge, Ö. Om den ikke mendelnde arvelighed hos brogetbladede planter. Meddedels. Carlsberg Laborat., **14**, 1919, S. 1. (Kjöbenhavn, Hagerup 1919.)

Vorlesung XIII

a) Zur ersten Einführung in die Literatur über mendelnde Speziesbastarde eignet sich vor allem die unten zitierte Abhandlung von HERIBERT-NILSSON über *Salix*-Bastarde. Zur Einführung in die Literatur über die Cytologie und die Ursachen der Sterilität von Artbastarden empfehle ich die unten genannten Abhandlungen von TISCHLER und POLL. Sehr viele Literaturhinweise enthält auch das Buch von ERNST über *Chara crinita*.

b) Im Text zitierte Abhandlungen:

Ackermann, A. Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereins für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. Bd. **42**, 1896/1897, S. 103—121. II. Wirbeltiere. Bd. **43**, 1897/1898, S. 1—79.

Atkinson, G. F. Sorting and blending of unit characters in the zygote of Oenothera. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **16**, 1916, S. 193.

Bally, W. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten. Vererbung und Cytologie. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **20**, 1919, S. 177.

Baltzer. Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. Zellforsch., **5**, 1910, S. 497.

— Über die Chromosomen der *Tachea (Helix) hortensis, Tachea austriaca* und der sogenannten einseitigen Bastarde *T. hortensis* × *T. austriaca*. Arch. Zellforsch. **11**, 1913, S. 151.

Belling. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. Zeitschr. Abst.- und Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 303.

Bierens de Haan, J. A. Über homogene und heterogene Keimverschmelzungen bei Echiniden. Arch. Entwicklungsmechanik der Organismen, **36**, 1913, S. 473.

Born. Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, **32**, 1883.

Boyd, M. Crossing Bison and Cattle. Journ. of Heredity, **5**, 1914, S. 184.

Correns, C. Vererbungsversuche mit blaßgelbgrünen und buntblätterigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 312.

Davis, B. M. Genetical studies in Oenothera I—IV. Americ. Naturalist, **44**, 1910, S. 108; **45**, 1911, S. 193; **46**, 1912, S. 377; **47**, 1913, S. 449 u. 547. V. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 169.

— Hybrids of *Oenothera biennis* and *Oe. franciscana* in the first and second generations. Genetics, **1**, 1916, S. 197.

— *Oenothera Neolamarckiana* hybrid of *Oe. franciscana* Bartl. × *Oe. biennis* L. Americ. Naturalist, **50**, 1916, S. 688.

Drude, O. Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit *Cucurbita Pepo*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **35**, 1914, S. (26).

Ernst, A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena (Fischer) 1918.

Falkenberg, P. Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. Mitt. Zool. Station, Neapel, **1**, 1879, S. 420.

Federley, H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge Pygaera anachoreta, curtula und pigra sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **9**, 1913, S. 1.

— Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. Hereditas, **3** 1922, S. 125.

Focke, W. O. Die Pflanzenmischlinge. Berlin (Borntraeger) 1881.

Gärtner, C. F. v. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.

Gerschler, M. W. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 73.

Giard, A. Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Comptes rend. de la société de biolog., **25**, 1903.

Godlewski, E. Studien über die Entwicklungserregung I u. II. Arch. f. Entwicklungsmech. d. O., **33**, 1911.

Goodnight, Ch. Experience with Bison Hybrids. Journ. of Heredity, **5**, 1914, S. 197.

Haase-Bessel, G. Digitalis-Studien I. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungsl., **16**, 1916, S. 392.

Hagedoorn, H. L. On the purely motterly character of the hybrids produced from the eggs of *Strongylocentrotus*. Arch. f. Entwicklungsmech. d. O., **27**, 1901, S. 1.

Herbst, Curt. Vererbungsstudien I—VII. Arch. f. Entwicklungsmech., **21**, **22**, **24**, **27**, **34**, 1906—1912.

— Vererbungsstudien VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluß der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wissensch., math.-nat. Kl., Abt. B, 1913.

Heribert-Nilsson, N. Jaktagelser öfver deszendenterna af en spontan artbastard (*Lappa officinalis* L. × *tomentosa* L.). Botaniske Notiser 1910, S. 265—302.

— Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årskrift N. F., Afd. 2, Bd. 12, 1915.

— Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Årskrift N. F., Avd. 2, **14**, Nr. 28. Lund (Gleerup) 1918.

Hertwig, G. Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. Mikrosk. Anatomie, Abt. II, **81**, 1913.

— Kreuzungsversuche an Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie, **91**, 1918.

Hertwig, G. u. P. Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. **84**, 1914, S. 49.

Hurst, C. C. Notes on some Experiments in Hybridization and Cross-Breeding. Journ. Roy. Hort. Society, **24**, 1900, S. 90.

Jesenko, F. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **10**, 1913, S. 311.

Iwanow, E. J. Über künstliche Befruchtung von Säugetieren. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. **23**, 1. S. 640.

— Die Fruchtbarkeit der Hybriden des *Bos taurus* und des *Bison americanus*. Biol. Centralbl., **31**, 1911, S. 21.

— Die künstliche Befruchtung der Haustiere. Hannover (Schaper) 1912.

Iwanow, E. und **Philiptschenko, J.** Beschreibung von Hybriden zwischen Wisent und Hausrind. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **16**, 1916, S. 1.

Köhler, O. Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **15**, 1916, S. 1.

Kupelwieser, Hans. Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entwm., **27**, 1908, S. 434—462.

— Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma. Arch. Zellforsch., **8**, 1912.

Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 88.

Lidforss, B. Studier öfver Artbildningen inom släktet *Rubus*. I u. II. Arkiv för Botanik, **4**, 1905 und 1907.

— Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Ztschr. Abst.- u. Vererbungsl., **12**, 1914, S. 1.

Loeb, Jacques. Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Archiv, **99**, 1904.

— Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen. Pflügers Archiv, **104**, 1904.

— Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Archiv f. Entwm., **26**, 1908, S. 476—482.

Lotsy, J. P. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena (Fischer) 1906—1908.

— Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*. Rapports 4. Confér. internat. de Génétique, Paris 1911, Paris 1913, S. 416.

— Versuch über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 325.

— La theorie du croisement. Arch. Néerland. Scienc. exactes et Naturelles. Sér. III B, **2**, 1914, S. 178.

— La théorie du croisement. Arch. Néerland., Ser. III B, **2**, 1914.

— Antirrhinum rhinantoides mihi une nouvelle espèce linnéenne, obtenue expérimentalement. Arch. Néerl. Scienc. Exact. et Naturelles, **3**, 1916, S. 195.

Millardet. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. scienc. phys. et nat. de Bordeaux, **4**, 1894.

— Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture de P. Viala, 1901.

Naudin, Ch. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Annales des Sciences Nat., Sér. 4, T. **8**, 1881.

— De l'hybridité comme cause de variabilité. Annales des Scienc. Nat. Botan., Sér. 5, T. **3**, 1865, S. 158.

Newman, H. H. Development and heredity in heterogenic Teleost-hybrids. The Journ. Expt. Zoology, **18**, 1915, S. 511.

Ostenfeld, C. H. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **22**, 1904, S. 376.

— Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk., **27**, Kjöbenhavn, 1906, S. 225.

— Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **3**, 1901, S. 241—285.

Pellew, C. and **Durham, Fl. M.** The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 159.

Pflüger. Die Bastarderzeugung bei den Batrachiern. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, **29**. 1882.

Poll, H. Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von *Cairina moschata* L. ♂ und *Anas boschas* var. *dom* L. ♀. Sitzungsberichte der Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin, 1906.

— (und Walter Tiefensee). Mischlingsstudien II. Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Ebenda, 1907, S. 157.

— Mischlingsstudien III. System und Kreuzung. Ebenda, 1909, S. 127.

Poll, H. Mischlingsstudien IV. Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. Anat. Gesellsch., 24. Versamml. Brüssel, **24**, 1910. (Ergänz.-Heft zu Bd. 37 des Anat. Anzeigers).
– Mischlingsstudien V, VI. Arch. f. mikrosk. Anatomie, II. Abt., **77**, S. 210 u. **78**, S. 63.

Przibram, H. Paarungsversuche an Gottesanbeterinnen. Verh. Morph. phys. Ges. Physiol. Centralbl., **21**, 1907.

Renner, O. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre. **18**, 1917, S. 121.
— Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Ztschr. f. Botanik, **11**, 1919, S. 305.

Rosen, F. Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der *Erophila verna*. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., **28**, 1910, S. 243—250.
— Die Entwicklung der elementaren Arten bei *Erophila verna*. Beiträge z. Biologie der Pflanzen, **10**, 1911.
Die Entstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendelsche Spaltung. Beiträge z. Pflanzenzucht, 1913, S. 89.

Rosenberg, O. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **21**, 1930, S. 10.
— Über die Tetradeneinteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ebenda, **22**, 1904, S. 47.
— Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Meddel. f. Stockholms Högsk. Bot. Inst., 1904.
— Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., **24**, 1906.
— Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Studien. Kjellmanfestschrift. Uppsala. 1905, S. 237.
— Cytological Studies on the Apogamie in Hieracium. Bot. Tidskrift, **28**, 1907.
— Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk. Botan. Tidskr., **3**, 1909, S. 150—162.
— Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl., **43**, 1909, Nr. II, S. 65.

Solms-Laubach, H. Graf zu. Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botanische Zeitung, **65**, 1907, S. 45.

Standfuß, M. Die Resultate 30jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Verh. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Luzern, **88**, 1906.

Thuret, G. Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. Sciences. Botan., Sér. 4, **2**, 1854.

Tischler, G. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **24**, S. 83.
— Über die Entwicklung der Pollen und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Bot., **42**, 1906, S. 545.
— Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **25**, 1907, S. 376.
— Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. Zellforschung, **1**, 1908, S. 35.
— Chromosomenzahlen. Progr. Rei Botan., 5.

Wettstein, R. v. Über sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, S. 368.

Wichler, G. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus Armeria* × *D. deltoides* nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen in der Gattung Dianthus. Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **10**, 1913, S. 177.

Winge, Ö. The pollination and fertiliziation processes in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* Sieb. et Zucc. Compt. rend. d. Trav. d. Labor. de Carlsberg, **11**, 1914, S. 1.

Vorlesung XIV

Die wichtigsten neueren Arbeiten über Pfropfbastarde sind:

Baur, E. Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. Kgl. preuß. Akad. Wissensch. Berlin, 1906, S. 11.

— Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum, Laburnum, Fraxinus, Sorbus* und *Ptelea*. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **25**, 1907, S. 310.

— Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae" hort. von *Pelargonium zonale*. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **1**, 1909, S. 330.

— Pfropfbastarde, Periclinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **27**, 1909, S. 603—605.

— Pfropfbastarde. Biolog. Zentralblatt, **30**, 1910, S. 497—514.

Bierens de Haan, J. A. Über homogene und heterogene Keimverschmelzung bei Echiniden. Arch. Entwicklungsmech. d. Organ., **36**, 1913, S. 473.

Buder, J. Studium an *Laburnum Adami*. Ber. Deutsche Botan. Ges., **28**, 1910. S. 188—192.

— Studien an *Laburnum Adami*. II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **5**, 1911, S. 208.

Burgeff, H. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomycetes nitens* Kuntze. I. Flora, N. F. **7**, 1914, S. 259; II.. ebenda **8**, 1915, S. 1.

Edler, W. Ein Beitrag zur Frage des Vorkommens von Pfropfmischlingen. Fühlings Landw. Zeitschr., **57**, 1908, S. 170.

Heuer, W. Pfropfbastarde. Gartenflora, **59**, 1910, S. 434—438.

Meyer, H. Die Crataegomespili von Bronvaux. Zeitschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **13**, 1914, S. 193.

Strasburger, E. Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. Deutsche Botan. Ges.. **27**, 1909, S. 511—528.

Winkler, H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **25**, 1907, S. 568.

— *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., **26a**, 1908, S. 595—608.

— Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Ztschr. f. Botanik, **1**, 1909, S. 315—345.

— Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Ztschr. f. Botan., **2**, 1910, S. 1—38.

— Über das Wesen der Pfropfbastarde (Vorl. Mitteilung). Ber. Deutsch. Botan. Gesellsch., **28**, 1910, S. 116—118.

— Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena (Fischer), 1912.

Die Hauptarbeit über Xenienbildung ist:

Correns, C. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica, Heft **53**, 1901.

Zur Einarbeitung in die Literatur über Telegonie und ähnliche Erscheinungen seien genannt:

Castle, W. E. and **Philipps, J. C.** On germinal transplantation in Vertebrates. Publ. **144**, Carneg. Instit. of Washington, 1911.

Klatt, B. Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **22**, 1919, S. 1.

Magnus. Transplantation af Ovarier med saerligt hensyn til afkommet. Norsk Magaz. Laegevidensk., 1907.

Toyama, K. Maternal inheritance and mendelism. Journ. of Genetics, **2**, 1913, S. 351.

Walther, A. R. Über den Einfluß der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrbücher, 1914, S. 89.

Tschermak, A. v. Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Arch. ges. Physiology, **148**, 1912, S. 367.

Vorlesung XV

a) Die grundlegenden Beobachtungen von DE VRIES sind niedergelegt in:

Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit & Cie.), 1901—1903.

Ein Studium dieses Werkes und dann aber vor allem auch der beiden klassischen Bücher von

Darwin, Ch. Die Entstehung der Arten. Deutsch von Carus. Stuttgart 1876 und

— Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Deutsch von Carus. 4. Aufl., Stuttgart 1906

ist für jeden Anfänger unerläßlich.

Für die schon fast unübersehbare Literatur über *Oenothera* gibt das Buch von E. LEHMANN: Die Theorie der Oenothera-Forschung. Jena (Fischer) 1922 eine sehr willkommene Zusammenstellung.

b) Sonstige Einzelarbeiten und Bücher:

Baur, E. Mutationen von *Antirrhinum majus*. Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **19**, 1918, S. 177.

Belling, J., and **Blakeslee, A. F.** The assortment of Chromosomes in triploid Daturas. Americ. Naturalist, **56**, 1922, S. 359.

Blakeslee, A. F. Variations in *Datura*, due to changes in chromosome-number. Americ. Naturalist, **56**, 1922, S. 16.

Bork, A. Mutation bei einem der Koligruppe verwandten Bakterium. Arch. f. Hygiene, **65**, 1908, S. 235.

Bridges, C. B. The Origin of Variations in Sexual and Sex-limited Characters. Americ. Natural., **56**, 1922, S. 51.

Correns, O. Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreift blühenden Mirabilis-Sippen. Ber. Deutsch. Botan. Ges., **28**, 1910, S. 418.

Dobell, C. Some recent work on mutation in Microorganisms. Journ. of Genetics, **2**, 1912, S. 201.

Emerson, R. A. Genetical Studies of variegated Pericarp in Maize. Genetics, **2**, 1917.

Fruhwirth, C. Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. Rass. Ges. Biol., **6**, 1909, S. 433—469.

Heribert-Nilsson, N. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 89.

— Eine Mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **34**, 1916, S. 870.

Hertwig, P. Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen. Sammelreferat, Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre **17**, 1917, S. 254.

— Keimesschädigung durch physikalische und chemische Eingriffe. Sammelreferat, Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre, **19**, 1918, S. 79.

Korschinsky. Heterogenesis und Evolution. Flora. Ergänzungsbd., 1901, S. 240.

Lidforss, Bengt. Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus I. Arkiv för Botanik, **4**, 1905.
— Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus II. Arkiv för Botanik, 1907.
— Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Ztschr. Abst.- u. Vererbungslehre, **12**, 1914, S. 1.
Mc Dowell. E. C. Experiments with Alcohol and White Rats. Americ. Naturalist, **56**, 1922, S. 289.
Marchal, El. et Em. Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. acad. R. Belgique, Classe Sciences, 1907.
de Mol, W. E. De l'existence des variétés heteroploides de l'Hyacinthus orientalis, dans les cultures hollandaises. In.-Dissert. Zürich 1921.
— Over het voorkommen van heteroploide varieteiten von Hyacinthus orientalis in de Hollandsche Kulturen. Genetica, **3**, 1922, S. 97.
Müller, R. Bakterienmutationen. Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 305.
Pellew, C. and **Durham, F. M.** The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis and its allies. Journ. of Genetics, **5**, 1916, S. 145.
Schiemann, E. Mutationen bei *Aspergillus niger*. Zschr. Abst.- und Vererbungslehre, **8**, 1912, S. 1.
Stockard-Literatur siehe Vorl. I—III.
Tower, W. L. An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Instit. of Washington. Publ. Nr. **48**, 1906.
Vries, H. de. Die Mutationstheorie. Leipzig (Veit & Cie.), 1901—1903.
— Arten und Varietäten. Berlin (Borntraeger), 1907.
— Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung Oenothera. Berlin (Borntraeger), 1913.
Winkler, H. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botan., **8**, 1916, S. 417.
Wolf, F. Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen bei *Bacillus prodigiosus* und anderen Schizophyten. Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre, **2**, 1909, S. 90.

Vorlesung XVI und XVII

Einigermaßen erschöpfende neuere Darstellungen der in diesen beiden Vorlesungen gestreiften Fragen gibt es nicht. Die zitierten Einzelarbeiten sind:

Darwin, Ch. Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Deutsch von Carus. 2. Aufl., Stuttgart.
East, E. M. and **Hayes, K. H.** Heterozygosis in evolution and in plant breeding. Bull. **243**, N. S. Dpt. Agricult., Washington, 1912.
Hyde, R. R. Fertility and sterility in Drosophila ampelophila. Journ. Expt. Zoolog. **17**, 1914.
Moenkhaus, W. J. Effects of inbreeding in Drosophila ampelophila. Journ. of Morphology, **22**, 1911.
Pearl, R. A contribution towards an analysis of the problem of inbreeding. Americ. Natural., **47**, 1913, S. 577.
— On the results of inbreeding a mendelian population. Americ. Natural., **48**, 1914, S. 37.
— The probable error of a difference and the selection problem. Genetics **2**, 1917, S. 78.
Shull, G. H. A pure line method in corn breeding. Rpt. Americ. Breeders Assoc., **9**, 1909, S. 51.

Weismann, A. Das Keimplasma. Jena (Fischer), 1892.
Woodruff, L. Dreitausend und dreihundert Generationen von *Paramaecium* ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biolog. Centralbl., **33**, 1913, S. 34.
Woodruff, L. L. and **Erdmann, Rh.** A normal periodic nuclear reorganization without cell-fusion in Paramaecium. Journ. Expt. Zool., **17**, 1914.

Vorlesung XVIII

a) Über das große Problem der Evolution, das im Rahmen dieser Vorlesungen über experimentelle Vererbungslehre nur ganz kurz erörtert werden konnte, gibt es eine große Zahl von neueren zusammenfassenden Werken, so z. B.:

Hagedoorn, A. L. The relative value of the processes causing evolution. s'Gravenhagen (Nijhoff) 1921.
Hertwig, O. Das Werden der Organismen. 3. Aufl., Jena (Fischer), 1922.
Plate, L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., Leipzig, 1913.
Weismann. Vorträge über Deszendenztheorie. Dritte umgearbeitete Auflage. Jena, 1913.
Bateson, W. Problems of Genetics. New Haven (U. S. A.), Yale University Press. London, Oxford University Press, 1913.

b) Im Text zitierte Einzelabhandlungen:

Darwin, Ch. Die Entstehung der Arten. Deutsch von Carus. 1876.
Lamarck, J. B. A. de. Philosophie zoologique. Paris. 1809.

Vorlesung XIX

a) Eine eingehende Darstellung der Vererbungswissenschaft in ihren Beziehungen zur Medizin und Rassenhygiene geben:

Baur, E., Fischer, E., Lenz, F. Grundriß der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene. München (Lehmann) 1921. (2. Auflage im Druck.)
Schallmayer, W. Vererbung und Auslese in ihrer soziologischen und politischen Bedeutung. 3. Aufl., Jena, 1919.
Siemens, W. H. Einführung in die Constitutions- und Vererbungspathologie. Berlin (Springer) 1921.

Weiter empfehle ich zur weiteren Einführung in das Gebiet der menschlichen Vererbungslehre ein gründliches Studium etwa der nachstehenden Bücher und Abhandlungen:

Bauer, J. Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Berlin (Springer) 1917. — Vorlesungen über allgemeine Konstitutions- und Vererbungslehre. Berlin (Springer) 1921.
Castle, W. E., Coulter, J. M., Davenport, C. B., East, E. M. and **Tower, W. L.** Heredity and Eugenics. A course of lectures summarizing recent advances in knowledge of variation, heredity, and evolution and its relation to plant, animal, and human improvement and welfare. University of Chicago Press, 1912.
Estabrook, A. H. and **Davenport, C. B.** The Nam family. A study in cacogenics. Mem. 2, Eugenics. Rec. Office. Cold Spring Harbor, 1912.
Fischer, E. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena (Fischer), 1913.

Goddard, H. H. The Kallikak family. A study in the heredity of feeblemindedness. New York 1912 (Macmillan & Co.). (Deutsche Übersetzung von K. WILKER, Beiträge zur Kinderforschung und Heilerziehung 1914.)

Haecker, O. Der Familientypus der Habsburger. Ztschr. Abst.- und Vererbungslehre. **6**, 1911.

Hoffmann, H. Vererbung und Seelenleben. Einführung in die psychiatrische Konstitutions- und Vererbungslehre. Berlin (Springer) 1921.

Jörger, J. Psychiatrische Familiengeschichten. Berlin (Springer) 1919.

Lundborg, H. Medizinisch-biologische Familienforschung innerhalb eines 2232köpfigen Bauerngeschlechtes in Schweden. Jena (Fischer), 1913.

Rüdin, E. Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der *Dementia praecox*. (Monogr. a. d. Ges. Gebiet der Neurologie und Psychiatrie, Heft 12). Berlin (Springer) 1916.

Siemens, H. W. Die biologischen Grundlagen der Rassenhygiene und Bevölkerungspolitik. München (Lehmann) 1917.

Eine Zusammenstellung aller für Medizin, Anthropologie, Soziologie und Rassenhygiene wichtigen Arbeiten bringt in Form von Literaturlisten und Referaten fortlaufend das „Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie“

b) Im Text zitierte Abhandlungen und Bücher:

Bulloch, W. and **Fildes, P.** Haemophilia. Treasury of Human Inheritance, **5**, **6**, 1911.

Davenport, C. B. Heredity of skin color in Negro-white crosses. Carnegie Institution of Washigton. Publ. Nr. 188, 1913.

Davenport, C. P. and **Davenport, G. C.** Heredity of Eye-Colour in Man. Science, N. S. **26**, 1906, S. 589.

— — Heredity of Hair-form in Man. Amer. Nat., **42**, 1908, S. 341.

— — Heredity of skin pigmentation in man. Americ. Natural., **44**, 1910, S. 641 und S. 705.

Davenport, C. B., Laughlin, H. H., Weeks, D. F., Johnstone, E. R. and **Goddard, H. H.** The Study of human heredity; methode of collecting, charting, and analyzing data. Bull., **2**, Eug. Rec. Office. Cold Spring Harbor. 1911.

Drinkwater, H. An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28**, 1908, S. 35.

— Study of a brachydactylous family (minor brachydactyly). Rapp. 4 ième Confér. Internat. Génétique, Paris 1913, S. 549.

— Account of a family showing minor brachydactylie. Journ. of Genetics, **2**, 1912.

Fischer, E. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena (Fischer), 1913.

Hansemann, D. v. Deszendenz und Pathologie. Berlin, 1909.

Simpson, O. J. and **Castle, W. E.** A. family of spotted negros. Americ. Natural., **47**, 1913, S. 50.

Theilhaber, F. Der Untergang der deutschen Juden. München, 1911.

Vorlesung XX

Zur Einführung in die spezielle Pflanzen- und Tierzüchtung und als Nachschlagewerke für die züchterische Literatur sind zu nennen:

Babcock, E. B. and **Clausen, R. E.** Genetics in relation to agriculture. New York (Mc Graw-Hill) 1918.

Baur, E. Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin (Borntraeger) 1921.

Fruwirth, C. Handbuch der landwirtsch. Pflanzen-Züchtung. 3. Aufl., Berlin, Parey, 1919.

Fruwirth, C. und **Roemer, Th.** Einführung in die landwirtsch. Pflanzenzüchtung. Berlin (Parey) 1921.

Hayes, H. K. and **Garber, R. J.** Breeding Crop Plants. New York (Mc Graw-Hill) 1921.

Kronacher, C. Allgemeine Tierzucht. Berlin (Parey), 1920—22.

Register

Aberrationen von Schmetterlingen 11
Abraxas, Geschlechtsvererbung 199
Abutilon, Artbastarde 275
Abutilon striatum, infekt. Chlorose 62
ADAMETZ 152
Aegilops, Artbastard 278
Alkoholismus, Einfluß auf die Nachkommenschaft 55
Allelomorphisme multiple 186
ALTER, Einfluß auf Faktorenkoppelung 182
Andalusier, blaue 79
Antigene, als Ursache erblicher Augenmißbildungen 63
Übertragung von Mutter auf Kind 62
Antirrhinum, Artbastarde 248
aurea-Sippe, Rückkreuzung 70
genetisch verschieden, äußerlich ununterscheidbare Rassen 103
gestreifte Sippen 31, 326
Grundunterschiede 113
Selektion von Färbungsmodifikation 39
verschiedene radiäre Rassen 105
Aphis, Selektionsversuch mit 40
Aquilegia 253
Arabis 245
Araucaria, induzierte Modifikationen 59
Artbastarde 247
Artgrenzen 361
Aspergillus-Mutanten 333
ATKINSON 264
Augenmißbildungen infolge von Antigenwirkungen 63
Bacillus prodigiosus, Modifizierung der Farbstoffbildung 37
Mutation 333
Nachwirkung von Modifikationen 51
Bakterien, Modifizierung der Farbstoffbildung 37
BALLY, W. 278
BALTZER, C. 235, 273, 286
Bastardatavismus 99
Bastardembryonen, Absterben von 273
BATESON, W. 78, 98, 161, 199
Befruchtung, künstlich 272
BESELER 395
Bewirkung, direkte 366
Bienen, Geschlechtsvererbung 214
BIERENS DE HAAN 305
Bison-Bastarde 274, 281
BITTER, G., 291
BLAKESLEE, A. F. 189, 330, 375
BLARINGHEM, L. 48.
Bonellia, Geschlechtsbestimmung 235
BONNIER, G. 5
BOYD 274
BOVERI, 167, 168
Bractydactylie 383
BRIDGES, C. 182, 331
Bryonia, Geschlechtsvererbung 197
BUDER, J. 299
Buntblätterigkeit 238
BURGEFF, H. 305
Caltha, Blumenblattzahl 25
Capsella 145
Carcinome 337
Cardamine, Selbststerilität 294
CASTLE, W. E. 151, 154, 159, 381
Chara crinita, Parthenogenese 282
Chimären, kein gegenseitiger erblicher Einfluß der beiden Symbionten 40
Chlorose, infektiöse 289
Chromatophoren, Rolle bei der Vererbung 246
Chromomer 176
Chromomerenaustausch, keiner zwischen X- und x-Chromosom 209

Chromosomen, als Träger der mendelnden Faktoren 169
Chromosomenkarten 180
Chromosomen-Topographie 177
Chromosomenzahl 171
Cladonia 361
Constanz der Artbastarde bei *Hieracium* 261
Correns, C. 2, 72, 155, 191, 237, 245, 306, 325
Crataegomespilus 299
Crossing-over 177
Cuénot 98, 159
Dalton 2
Daniel 304
Darmlänge, beeinflußt durch Art des Futters 11
Darwin, Ch. 356, 369
Datura, polyploide Sippen 330
Davis, B. M. 264, 266, 267
Davenport, Ch. 387
Detlefsen, O. 264
Detto 56
Dianthus, Artkreuzungen 256
Dipsacus, Zwangsdrehung 30, 38
Dominanz 72
Doncaster, L. 199, 286
Dorfmeister 11
Draba. Kleinarten 45
Drinkwater 383
Drosophila, Bastardatavismus 107
Chromosomenkarten 180
Gynandromorphie 234
„haplo-IV-Tiere 331
Inzucht 359
Koppelung 167
Lethalfaktoren 159
Mutanten 317
Rassenkreuzung einfache 86
Durham, Fl. 199
Drude, O. 247
East, E. M. 40, 42, 148, 368
Edler, 304
Ehrlich 55
Eier, kernlose 168
Eigenschaft, erworbene 64
Elementararten 45
Emerson 328
Engelmann 49
Enten, Kastrationsfolgen bei 230
Epistasie 96
Erbsen, Zahlen bei monohybrider Spaltung 29
Ernst, A. 287
Erophila, Kleinarten 45
Eugster 233
Evolution 361
Ewing 40
F_2-Generation, Verhalten einer sich frei vermehrenden 341
Faktor 102
Faktoren-Gruppen und Chromosomen 176
Faktorenkoppelung 160
Faktoren, unilokale 187
Fasanen-Gattungsbastarde 280
Federley, H. 11, 271
„Fehlen" einer Eigenschaft 109
Filialgeneration 68
Fischer, E. 11, 76, 387
Fluktuationen 46, 153
Fortpflanzung, ungeschlechtliche, geschlechtliche 3
Fragaria, Artbastarde 288
Fruwirth, C. 39
Fuchs 286
Füllung der Blüten 183
Fundulus, Bastardierungsmöglichkeit 272
Gaidukow 49
Galton, F. 23
Gärtner 256
Gattungs-Bastarde 271
Gen 102
verhängnisvolle Rolle des Wortes 111
Generationswechsel 170
Gerschler, W. 262
Geschlechtschromosomen, cytologisch erkennbar 215
Geschlechtstrennung, verschiedene Arten 188
Geschlechtsumwandlung 228
Geschlechtsvererbung 188
Geschlechtsverhältnis 236
Geschwisterpaarung, dauernde 344
Geschwülste 337
Gewebedifferenzierung 337
Giftfestigkeit, Vererbung der — bei *Paramaecium* 37
Gleichsinnige Faktoren 136
Godlewski, E. 168, 286
Goldschmidt, R. 213, 215, 222, 223—228
Goodale 281
Goodnight 274
Gray, 286

Grundunterschiede 98
Äußerung in verschiedenen Eigenschaften 102
nur temporäre Einheiten 121
Wesen 111
Guyer 63, 336
Gynandromorphe 233
Habrabracon, Modifizierbarkeit 11
Hafer, Rispenform 142
Spelzenfarbe 95, 141
Hagedoorn, A. L. 41, 155, 199, 264, 286
Halbblut 152
„Haplo-IV"-*Drosophila*
Hase, A. 11
Haubenratten 154
Hayes 360
Hedera Helix, Dauermodifikationen 57
Herbst, C. 55, 168, 286
Heribert-Nilsson 253, 263
Hertwig, G. 273, 274, 335
O. 167, 335
P. 273, 335
Heterostylie 193
Heuer, W. 291
Hieracium, Parthenogenese
Holdefleiss 307
Homozygotie als Ursache der Inzuchtswirkung 360
Hühner, Assendelver 203
Geschlechtsvererbung 203
Kammform 128
Humulus, Gattungsbastarde 274
Hyacinthus, gigas-Sippen 331
Hyalodaphnia, Ernährungsmodifikationen 52, 53
Hypostasie 96
Jacobson 220
Idioplasma 4
Lokalisation 162
Jennings 21, 24, 34, 42, 46, 47, 49, 50
Jesenko 277
Inachus, Geschlechtsumwandlung 233
Induzierung von Modifikationen 57
Intersexualität 223
bei *Drosophila* 331
Inzucht 355
Inzuchtsminimum 357
Johannsen, W. 4, 19, 20, 34, 38, 42
Jollos, V. 37, 57, 59, 61
Iwanow 281
Kammerer, P. 54
Kaninchen, Beeinflussung der Ohrlänge durch Temperatur 13
Dominanz bei Rassenkreuzung 71
Farbenvererbung 73
Grundunterschiede (Faktoren) 124
Ohrhaltung 38
Ohrlänge 147
Rückschlag bei Rassenkreuzungen 101
verschiedene weiße Rassen 103
Katze, Modifikation der Darmlänge 12
Kaulquappe, Modifikation der Darmlänge 11
Klatt, B. 40
Klebahn, 33, 62
Klebs, G. 4, 6, 24
Klon 22
Knöllchenbakterien, induzierte Modifikationen 61
Kohl, Gattungsbastarde 272, 281
Koppelung 160
absolute 186
durch Temperatur beeinflußt 181
Koppelungserscheinung, cytologische Grundlage der 175
Koehler 287
Kombinationen als Auslesematerial 371
Korrelation 132
Korrelationstabelle 21
Krankheiten, Erbgang von 383
Kröten-Frosch-Bastarde 273
Kulturvölker, Degeneration der 389
Kupelwieser 286
Kürbis, Rassenkreuzungen 247
Kurven, einschenkelige 26
mehrgipfelige 28
Laburnum Adami, Entstehung 289
Laburnum, infekt. Chlorose 62
Lactase-Bildung durch Bakterien-Mutanten 334
Lang, A 75, 148
Lappa, Artbastarde 253
Lathyrus odoratus, Koppelung 160
Lecidea 362
Lecidella 362
Leistenbruch, Vererbung des 91
Lenz, F. 385
Lethal-Faktoren 157
in der Geschlechtsvererbung 210
Levkoyen, Farbenvererbung 133
Lichtblätter 34

Lidforss, B. 316
Lilium, Chromosomenzahl 171
Lindhard 336
Linie, reine 22
Lotsy, J. P. 251
Ludwig 153
Lygaeus, Chromosomensatz 215
Lymantria, Ernährungsmodifikationen 11
Intersexualität 223
Transplatantionsversuche mit 40
Mais, Endospermbeschaffenheit 156
Inzucht bei 358
Kreuzung von Rassen mit transgredierender Modifikationskurve 93
scheinbare Vererb. von Modifikationen 48
Malariaplasmodien, Vererbung der Giftfestigkeit 48
Makronucleus, Änderungen im als Ursache von induzierten Modifikationen 61
Mantis, Pseudogamie bei 285
Marchal, El. und Em. 329
Marryat 199
Mathuse, O. 34
Matthiola, Farbe und Behaarung 133
Maus, Lethalfaktor 158
Temperaturmodifikation 12—13
Temperatureinfluß auf Schwanzlänge 53
Vererbung der Giftimmunität 55
Meerschweinchen, feminierte Männchen 229
Rassenkreuzung 85
Meijere, J. C. H. de 217
Melandrium, Geschlechtsvererbung 207
klimatische Rassen 365
Mendel, Gregor 1
Mercurialis, Geschlechtsvererbung 191
Merogonie 168
Meyenburg, v. 56
Millardet 268
Mirabilis, albomaculata-Rassen 169, 239
Blütenfarbe 98
Modifikation, Definition 9
Modifizierbarkeit 4
Monolepsis 288
Moose, polyploide Sippen 329
Morgan, de 286
T. H. 159, 167 175, 213, 317
Mutation, Definition 10, 308
als Auslesematerial 372
Kategorien von 312
parallele in verschiedenen Arten 323
„positive" und „negative" 374
progressive und regressive 374
Nachtsheim, H. 11, 213
Nachwirkung, Bedeutung für Züchtung 393
von Modifikationen 49
Nägeli, C. 4, 9, 167
Nathusius, S. v. 12
Neger, gescheckte 387
Neisser 334
Neumann 13
Nilsson-Ehle, H. 42, 136, 148, 151, 336, 399
Non-Disjunction 213
Nordhausen, M. 34
Oenothera-Artkreuzung 264
-Mutanten 313
biennis, Warmhauskultur 6
Oscillaria, Färbungsmodifikationen 49
Ovarien, Transplantation von 40
Paarungsgenossenschaften 363
Papaver, kritische Periode 32
Papilio Dardanus 222
Papilio Memnon 217
Paramaecium 21, 22, 24, 34, 35, 36, 46, 49, 50
Nachwirkung 59
Parentalgeneration 69
Parthenogenese und Fremdbefruchtung 286
Pearl, R. 40, 42, 199
Pelargonium, buntblätterige Rasse 241
-Chimären 294
Penicillium, Nachwirkung von Modifikationen 56
Periklinalchimären 296
Periode, kritische 32
Pflüger 273
Pfropfung, Übertragung von Eigenschaften durch 62
Pfropfbastarde 289
Phaseolus, Farbenvererbung 106
Modifikationskurve 16
Nachwirkungen von Modifikationen 51
Phasianus-Artkreuzungen 280
Phycomyces, Pfropfbastarde 305
Phylloxera, Geschlechtsvererbung 216
Platypoecilius, Artbastard 262
Poll, H. 276
Polymorphismus des einen Geschlechtes bei Schmetterlingen 217
Polyoecie 190
Polyploidie 329

Populus-Chimaeren 302
Potentilla, Modifizierbarkeit 6
Presence-Absence-Theorie 111
Primula, Heterostylie 193
Modifizierbarkeit 7
Kewensis 285
kritische Periode der Blütenfarbe 32
PRZIBRAM, H. 13
Pseudo-Bastarde 286
Pseudogamie 284
Psycholamarckismus 368
Ptelea, infekt. Chlorose
PULST 56
PUNNETT, R. C. 2, 161, 199, 222
Pygaera, Artkreuzungen 271
RABL 52
Raphanus, Nachkommenschaft von Hungerpflanzen 51
Rasse, als Kombination bestimmter Eigenschaften 89
Rassenbastarde, konstante intermediäre 146
Rassenhygiene 388
Ratte, Farben 154
RAUNKJAER 191
Reaktionsweise, erbliche 8
Reduktionsteilung 171
Regressionen, Galtonsche 43
REICHENBACH 57
RENNER 264, 268
RIDDLE 57
Rind, Klimatische Modifikation 13
RIMPAU 277
Roggen-Weizenbastard 277
Rostpilze, Spezialisier. an Wirtspflanzen 62
Rubus-Mutanten 316
Pseudogamie 284
Rückschlag nach Rassenkreuzung 99
Rückschlagende rezessive Mutanten 328
Salix, Speziesbastarde 253
Satureja, Geschlechtsformen 191
SAUNDERS, E. 182, 185
Schafkreuzungen 152
Scheckung beim Menschen 381
SCHIEMANN, E. 333
SCHINDLER 49
SCHÜBELER 47
Schwein, Ernährungsmodifikationen 12
Farbenvererbung 74
Rassenkreuzung
Seeigel, Gattungsbastarde 286
Selbststerilität 194
Selektionstheorie 364
Selektionswirkungen 347
Selektionswirkung in reinen Linien und Klonen 39
SEMON, R. 42
Sempervivum, Modifizierbarkeit 24
Sexualität, Sinn der 351, 375
Sexualsymbiose 194
Sexualzellen, personifizierte 216
SHEARER 286
SHULL, G. H. 22, 42, 360
Silene, Geschlechtsformen 189
SIMPSON 381
SITOWSKY 57
SMITH 63, 336
Solanum, gigas-Rassen 330
-Chimären 292
SOLMS-LAUBACH 288
Sonnenblätter 34
Sorbus-Artbastarde 275
Spaltungsgesetze 65
Speltoid-Mutanten 336
Speziesbastarde 247
Grenzen der Möglichkeit von 271
Üppigkeit von 275
Speziesbegriff 65
Speziesgrenzen 361
Spezies, LINNÉsche 45
Sphaerechinus, Merogonie 168
STANDFUSS 11
STEINACH, E. 229
Sterilität von Artbastarden 276
STOCKARD, CH. R. 55, 335
STRASBURGER, E. 167
Substanzen, organbildende 52
Sudanrot, Übergang auf Nachkommen 57
SUMNER, F. 12, 53
Superfemals 333
Supermales 333
TAMMES, T. 31, 159
Taraxacum, Modifizierbarkeit 4
Temperatureinfluß auf Blütenfarbe 8
auf den Koppelungsgrad 181
THEILHABER 389
TISCHLER, G. 276
Topographie der Chromosomen 177
TOYAMA 307
Transplantation der Geschlechtsdrüsen 230
Trifolium, Zwischenrassen bei 31

Triticum, Selektionsversuch mit 41
Vererbung der Reifezeit 47
Tschermak, A. v. 307
E. v. 2, 98, 307, 397
Tulipa, Blütenfarbe 4
Tumoren, maligne 337
Umschlagen 31
Unreinheit der Spaltung 96
Urtica, Gattungsbastarde 274
Überweibchen 333
Vanessa cardui, Temperaturmodifikation 11
Variation, fluktuierende 153
Kategorien der 339
Vererbung, Definitionen 2
„Verlust"-Mutation 374
Veronica, Selbststerilität 196
Verwandtschaftszucht 347
Vilmorin, L. de 39
Virus der infekt. Chlorose 62
Vogler, P. 40
Vries, H. de 1, 2, 31, 32, 38, 264, 311
Wahrscheinlichkeitskurve 18
Walther, A. R. 307
Weismann, A. 11, 167
Weizen, Ährenform 145
Kornfarbe 136
-Roggenbastard 277
Wille, N. 47
Wilson 215
Winge, Oe. 246
Winkler, H. 292, 307, 329
Wolf, F. 333
Woltereck, R. 40, 42, 52
X-Chromosom 207
Xenien 305
Xiphophorus, Artbastard 262
Zellkern, Rolle in der Vererbung 167
Züchtung 392
Zwicken beim Rind 232
Zwillinge, eineiige 380
Zwischenrassen 31
Zwitterbienen 233